ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 89

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2004

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *М. Л. Водолазова*
Корректоры *Е. В. Алексеева*, *О. М. Бобылева* и *Н. М. Жукова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Министерство печати и массовой информации РФ
рег. № 0110163 от 04.02.93
Дата публикации «Ботанического журнала», т. 88, № 12: 25.12.2003.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 16.12.2003. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.6. Уч.-изд. л. 16.6. Тираж 450 экз. Тип. зак. № 1223. С 311

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН, 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.331.2

© Н. И. Габараева

РАЗВИТИЕ ЭКЗИНЫ. III. О ПЕРВИЧНОСТИ И ВТОРИЧНОСТИ ТИПОВ ЭКЗИНЫ. ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЭКЗИНЫ

N. I. GABARAYEVA. THE DEVELOPMENT OF EXINE. III. ON THE PRIMARY AND THE SECONDARY TYPES OF EXINE. THE PROBABLE WAYS OF EXINE EVOLUTION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: Nina Gabarayeva@pobox.spbu.ru
Поступила 24.03.2003

Как следует из анализа моделей субструктуры экзины и способа аккумуляции спорополленина, переход на более тонкий уровень субструктуры (радиально направленные спиральные единицы экзины — тафты) и формы аккумуляции спорополленина (элементарные зачаточные спорополлениновые сфероидальные частицы, возникающие на спорополлениновых рецепторах — нанометровый диапазон) позволили по-новому взглянуть на взаимоотношения и эволюцию различных типов экзины (гомогенного бесструктурного, гранулярного, ячеистого, удлиненно-ячеистого, псевдоколумеллятного, колумеллятного типов).
Ключевые слова: экзина, онтогенез, эволюция, многообразие структуры экзины, эктэкзина, первичность и вторичность эктэкзины.

Данная статья является третьей из серии статей, посвященных развитию экзины. В первой статье были рассмотрены модели субструктуры экзины (Габараева, 2003а), вторая посвящена химическому составу спорополленина и детерминации рисунка экзины (Габараева, 2003б). В этой статье рассматривается вопрос о первичности и вторичности типов экзины и вероятных путях ее эволюции.

В настоящее время все многообразие экзины можно условно свести к следующим типам: гомогенной бесструктурной, гранулярной, ячеистой, удлиненно-ячеистой, псевдоколумеллятной и колумеллятной.

При исследовании субструктуры экзины на новом, более тонком, уровне границы между типами кажутся условными и расплывчатыми, а создающиеся возможности для превращения одного типа в другой и возникновения многообразия структуры эктэкзины могут быть реализованы путем переориентации рецепторов спорополленина. Это относится не только к перечисленным типам, но также и ко всем возможным промежуточным переходным формам и разнообразию скульптуры пыльцевых зерен (рельефа их поверхности). Возникает кажущееся противоречие: наличие субструктурных радиально вытянутых элементов предполагает образование на их основе колумелл (и соответственно колумеллятного типа экзины как исходного), глобулярная форма инициальных спорополлениновых отложений лежит в основе формирования гранул во всех возможных паттернах экзины (и соответственно гранулярного типа экзины как исходного), а характер распределения сайтов аккумуляции спорополленина в виде неупорядоченного, недифференцирован-

ного по сравнению с упорядоченным позволяет рассматривать гомогенную экзину как исходную. Что же взять за основу и что важнее — субструктура экзины или способ отложения спорополленина на ней. Задача явно неразрешимая, некорректно поставленная и разрешение этого противоречия заключается не в предпочтении одного из признаков как основного, а на их стыке.

Сочетание стабильности субструктуры с лабильностью расположения в ней рецепторов спорополленина и микрогранулярной формой аккумуляции спорополленина создает условия для многообразия структуры экзины. Так, к примеру, удлиненно-ячеистая структура экзины *Stangeria eriopus* в виде цилиндроподобных ячей возникает как следствие локализации рецепторов спорополленина на поверхности радиально-ориентированных спирально-цилиндрических единиц гликокаликса (Gabarayeva, Grigorjeva, 2002). Локализация этих рецепторов внутри таких же радиальных элементов у *Liriodendron chinense* приводит к появлению столбиковой экзины. В таком контексте вопрос о том, какая структура экзины является исходной, а какая производной, теряет смысл.

Теоретически возможно любое распределение спорополлениновых рецепторов на трехмерной основе, состоящей из радиальных спиральных элементов гликокаликса, т. е. возможен любой рисунок экзины. Все типы экзины равноценны и легко могут взаимно переходить друг в друга. По-видимому, в природе отчасти так и происходит, так как различные авторы, исходя из своего набора наблюдений, считают исходным то гомогенный тип экзины, то гранулярный, то колумеллятный. Анализ ископаемой пыльцы показывает существование разных типов структуры. Несколько иначе обстоит дело со спорами, у которых преобладает гомогенная наружная часть спородермы. Здесь, возможно, и проявляется эволюционно предшествующее состояние гликокаликса плазмалеммы тетраспор, когда распределение в нем рецепторов спорополленина не дифференцировано, или же вообще спорополленин аккумулируется без помощи рецепторов, следуя чисто физико-химическим закономерностям. Следует подчеркнуть, что, учитывая способ аккумуляции спорополленина, гомогенная эктэкзина представляет собой частный случай микрогранулярной, когда отдельные гранулы исходно настолько сближены (а позднее в развитии — слиты) между собой, что вся структура выглядит гомогенной.

Теперь посмотрим, как расценивали гранулярный тип эктэкзины по отношению к другим типам различные исследователи, пользовавшиеся разными методами. В результате изучения лишь зрелой пыльцы (Walker, Skvarla, 1975) было сделано предположение, что гранулярная эктэкзина в ходе эволюции высших таксонов является переходной от одного типа экзины к другому. Используя кладограммы (Doyle, Hotton, 1991), гранулярный тип рассматривают как наиболее примитивный. Гранулярный тип эктэкзины также рассматривают как менее организованный, чем колумеллятный или ячеистый (Taylor, Zavada, 1986). У некоторых представителей сем. *Annonaceae* гранулярная эктэкзина находится в проколумеллятном состоянии, на основании чего высказано мнение (Walker, 1976), что гранулярная эктэкзина голосеменных и покрытосеменных, являясь переходным типом, возникла в эволюции независимо в обоих таксонах. Н. Р. Мейер (1977) полагает, что производными гранулярной структуры являются псевдоколумеллятная, ячеистая и удлиненно-ячеистая эктэкзина. Изучение онтогенеза гранулярной эктэкзины *Cunninghamia lanceolata* (Kurmann, 1990b) показало поразительное сходство идущих процессов с таковыми у *Anaxagorea brevipes* (Gabarayeva, 1995). Отмечено, что аккумуляция осмиофильных глобул в клеточном покрове (в гликокаликсе) микроспор в ходе их развития у *Abies concolor* ведет к формированию альвеолярного инфратектума (Kurmann, 1989). В тетрадном периоде у *Nymphaea*

colorata в области примэкзины наблюдаются лишь глобулярные структуры (микрогранулы), из которых к концу тетрадного периода формируются тонкие протектум и проколумеллы, а в посттетрадном периоде — очень толстый тектум и подстилающий слой, образуя эктэкзину, весьма напоминающую гомогенную бесструктурную (если бы не короткие тоненькие колумеллы), тогда как в апертурном районе пыльцевого зерна этого же вида по-прежнему наблюдаются гранулы в толще гликокаликса (Gabarayeva, Rowley, 1994).

Я предполагаю, что микрогранулярное (но не гранулярное!) состояние эктэкзины может быть инициальным для любого другого типа структуры. Более или менее сходная точка зрения о том, что гранулярная экзина может быть исходной (там, где спорополлениновые рецепторы не организованы в сложные структуры) или производной (там, где рецепторные сайты вторично утрачены) была высказана ранее (Blackmore, Barnes, 1987). Авторы, по нашему мнению, очень точно отметили, что «морфогенетические исследования дают возможность наблюдать процессы, посредством которых в ходе развития возникает многообразие рисунка экзины» (Blackmore, Barnes, 1991 : 2).

Весьма знаменательно, что некоторые авторы пришли к сходным или частично совпадающим выводам, исходя из рассмотрения зрелой пыльцы примитивных покрытосеменных в эволюционном аспекте (Walker, Skvarla, 1975; Walker, 1976; Taylor, Zavada, 1986; Doyly, Hotton, 1991) и частично — из онтогенетических данных (Мейер, 1977). Не только среди примитивных покрытосеменных, но также в различных группах голосеменных (Van Campo, Lugardon, 1973) и у продвинутых покрытосеменных (Ferguson, Skvarla, 1983; Guinet, Ferguson, 1989) такой признак пыльцевых зерен как структура инфратектума проявляет высокую степень вариабельности — «вибрации», в метафорическом смысле слова. Широкий размах переходных форм гранулярного инфратектума — от простых к сложным и от форм с хаотичным расположением гранул к формам с упорядоченным гранулярным паттерном — обнаруживается, к примеру, у пыльцы таких далеких друг от друга растений, как ископаемое мелового периода *Cyclusphaera psilata* (пыльцевые зерна сочетают признаки голо- и покрытосеменных, а сэкзина состоит исключительно из гранул разного размера, которые в поверхностных слоях уложены в радиальные стопки — Taylor et al., 1987) и *Leguminosae* на уровне подсемейств и родов (Ferguson, Skvarla, 1983). Граница между двумя инфратектальными типами — колумеллятным и гранулярным — расплывается, и «...либо колумеллы теряют свою типичную палочковидную форму, либо гранулы радиально упорядочены или слиты между собой» (Guinet, Ferguson, 1989 : 86). В то же время соответствующие слои спородермы отдаленных таксонов часто обладают сходными структурой и путями развития. Так, например, общий ход развития экзины голосеменного растения *Welwitschia mirabilis* (периодические инвагинации плазмалеммы тетрадных микроспор, постепенное накопление гранул спорополленина, их сохранение в области инфратектума и слияние в монолитный пликактный (складчатый) тектум и толстый слой нэкзины) более сходен с развитием экзины у некоторых примитивных покрытосеменных, чем с таковым у других групп голосеменных (Zavada, Gabarayeva, 1991).

На рис. 1 показана схема теоретически возможных взаимопревращений основных типов структуры экзины в эволюции и отчасти — в онтогенезе (показан только инфратектальный слой). В то же время это и схема вероятных эволюционных направлений изменения структуры экзины сосудистых растений. В основе любого типа просматриваются столбцы спиральной субструктуры, соответствующие радиально направленным единицам гликокаликса. В толще гликокаликса, на тех или иных частях его спиральных единиц, видны микроглобулы спорополленина, рас-

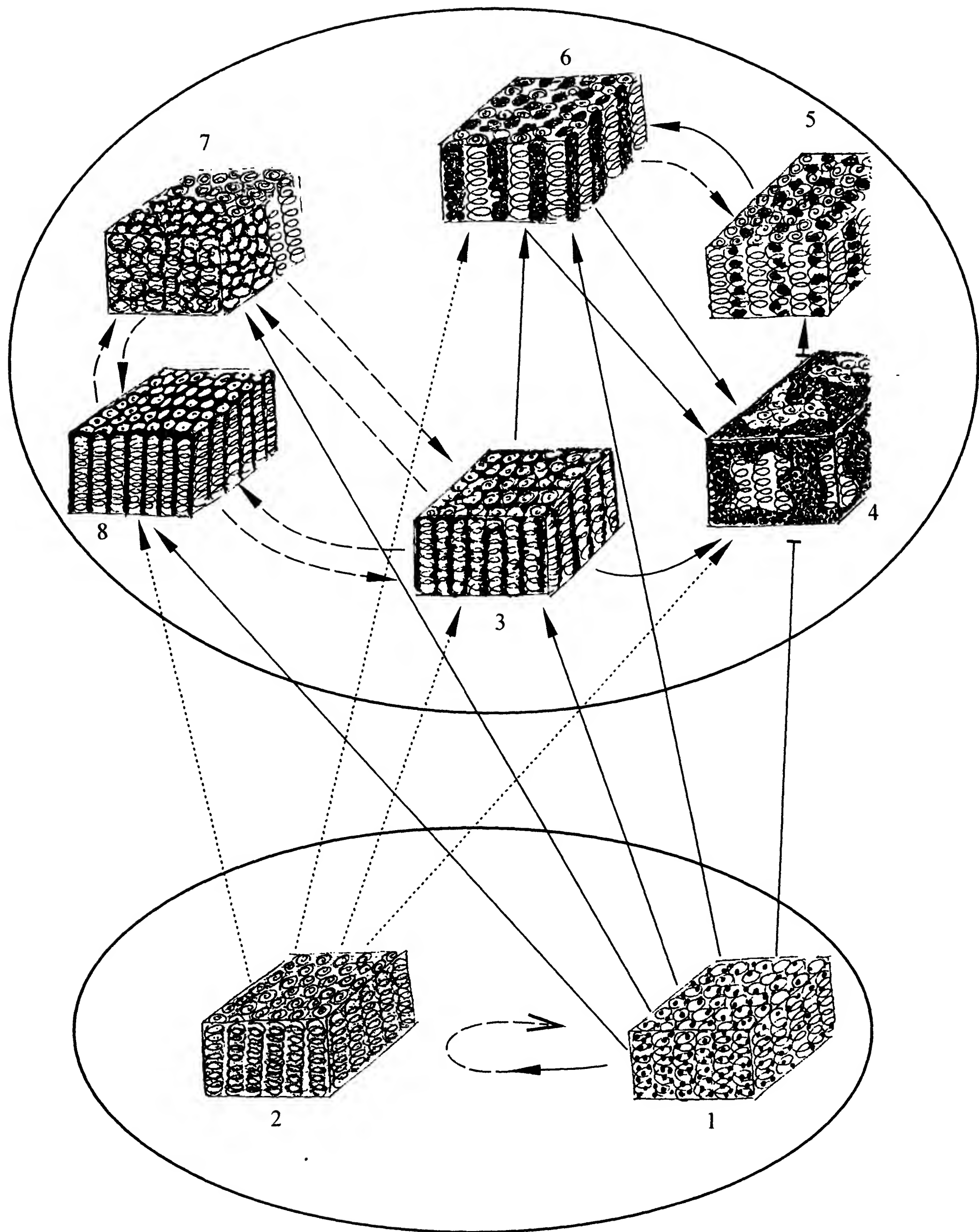


Рис. 1. Схема теоретически возможных и отчасти реализованных взаимопревращений основных типов структуры экзины в эволюции и в онтогенезе (показан только инфратектальный слой).

В основе любого типа просматриваются столбцы спиральной субструктуры, соответствующие радиально направленным единицам гликокаликса. В толще гликокаликса видны микроглобулы спорополленина, распределенные различным образом на рецепторах спорополленина. Неупорядоченное их распределение показано в нижней, а упорядоченное — в верхней плоскости рисунка. Противоположные направления стрелок показывают, что ни один тип не имеет преимущества первичности перед другим. Сплошные стрелки означают реально найденные переходы между типами структуры, пунктирные — теоретически возможные. Остальные объяснения — в тексте.

пределенные различным образом. Неупорядоченное их распределение показано на нижней условной плоскости рисунка (случайное редкое — внизу справа; частое вплоть до слияния в единое образование — внизу слева), что соответствует микрогранулярной (многие ископаемые, некоторые современные голосеменные и покрытосеменные) и сплошной гомогенной структуре экзины (многие *Pteridophyta*, некоторые *Cycadopsida*, архаичные покрытосеменные — *Degeneria*, *Eupomatia*, из ископаемых — *Bennettitopsida*) соответственно. Противоположное направление стрелок между этими двумя типами подчеркивает, что ни один из них не может с определенностью претендовать на исходный: возможны оба варианта. В верхней плоскости рисунка показаны несколько вариантов упорядоченно распределенных на субструктуре микроглобул спорополленина, соответствующих распределению его рецепторов, хотя число этих вариантов может быть сколь угодно велико. Эти варианты обозначены цифрами, которые ни в коем случае не отражают последовательности перехода одного типа экзины в другой; цифры поставлены лишь для того, чтобы обозначить каждый вариант для удобства обсуждения. Например, вариант 3 отражает аккумуляцию спорополленина на ранней стадии у *Michelia fuscata* которая происходит сначала только между спиральными элементами гликокаликса с образованием тонких кривых колумелл, а затем, в зрелой экзине, колумеллы у всех исследованных представителей сем. *Magnoliaceae* (*Michelia*, *Manglietia* *Magnolia*, *Liriodendron*) становятся очень массивными — вариант 4 (Gabarayeva, 1991, 1996). Вариант 5 соответствует гранулярной структуре экзины с гранулами, расположенными вертикальными рядами, например у некоторых представителей *Leguminosae* (по Ferguson, Skvarla, 1983); или у ископаемого *Cyclusphaera psilata* (по Taylor et al., 1987). Вариант 6 отражает колумеллятный тип экзины с правильными, ровными колумеллами, характерный для множества видов покрытосеменных. Вариант 7 показывает такую организацию спорополлениновых микроглобул, при которой возникает ячеистый (альвеолярный) паттерн экзины, например у *Abies* (по Kurmann, 1989), кордаит и некоторых семенных папоротников (по Мейер, 1977). Вариант 8 демонстрирует удлиненно-ячеистый паттерн, присущий экзине цикадовых (спорополленин откладывается только по стенкам цилиндрически-спиральных единиц гликокаликса) и — интересное сходство! — экзинтиновой канальчатой зоне *Zingiberales* и некоторых *Laurales* (Kress, Stone, 1982; Skvarla, Rowley, 1986; Stone, 1987; Rowley et al., 1997). Интересно, что способ онтогенеза гранулярного инфратектального паттерна у *Cunninghamia lanceolata* (*Taxodiaceae* — Kurmann, 1990b) и у *Chamaecyparis lawsoniana* (*Cupressaceae* — Lugardon, 1995) очень сходен с таковым у *Anaxagorea brevipes* (*Annonaceae* — Gabarayeva, 1995). Подобно этому развитие альвеолярного паттерна у *Abies concolor* (Kurmann, 1989) проходит через те же инициальные стадии, что и удлиненно-ячеистого паттерна цикадовых *Stangeria eriopus* (Gabarayeva, Grigorjeva, 2002) и *Ceratozamia mexicana* (Audran, 1981). Имеются указания на подобный удивительный параллелизм в конфигурации экзины также между *Annonaceae* и *Orchidaceae*, *Lauraceae* и *Musaceae* (Hesse, 1991) и между отдаленным семейством *Berberidaceae* (Halbritter, Hesse, 1995).

В верхней плоскости рисунка все схемы расположены на «круглом столе» не случайно, а символично: теоретически любые варианты переходов от одного паттерна экзины к другому в эволюции возможны, перераспределение рецепторов аккумуляции спорополленина внутри единиц гликокаликса допускает такую возможность, делая все паттерны равнозначными. Поэтому большинство пунктирных стрелок между схемами имеют прямой и обратный ход, причем показаны далеко не все варианты переходов. Этот рисунок иллюстрирует, сколь условны границы меж-

ду типами экзин и сколь легко осуществимы любые переходы. Сплошные стрелки показывают те варианты переходов, которые реально наблюдались в онтогенезе, например: 1 → 3 → 4 (*Michelia* — Габараева, 1986); 1 → 5 → 6 (*Magnolia* — Габараева, 1991); 1 → 3 → 6 → 4 (*Manglietia, Liriodendron* — Gabarayeva, 1996); 1 → 8 (*Stangeria* — Gabarayeva, Grigorjeva, 2002); 1 → 7 (*Abies* — Kurmann, 1989).

Схемы сплошной гомогенной экзины и гранулярной экзины (или онтогенетического микрогранулярного состояния экзины) расположены на нижнем «круглом столе». Почему изображены два «круглых стола», два уровня? Теоретически совмещение этих двух плоскостей в одну абсолютно правомерно, и типы гомогенной и гранулярной экзины входили бы в общий «круглый стол» на равных правах с остальными основными типами экзин. Как известно, одни и те же типы структуры экзины появлялись в эволюции не раз и наблюдаются в очень отдаленных крупных таксонах. Но преимущественно гомогенный тип структуры экзины (экзоспория) у спор по сравнению с пыльцой и наличие микрогранулярной стадии в раннем онтогенезе спородермы у многих исследованных нами и другими авторами видов (более вероятные исходные состояния в ходе эволюции) все же заставляют начертить эту схему двухъярусной. Мне представляется, что приоритет в этом отношении остается за микрогранулярным типом, хотя гомогенный (сплошной) тип тоже может соответствовать неупорядоченному расположению спорополлениновых рецепторов, только гораздо более плотному (или же аккумуляции спорополленина без помощи рецепторов).

На рис. 2 представлена схема строения экзины *Epilobium angustifolium* (Keri, Zetter, 1992 — Fig. 1, B), более или менее соответствующая нашему представлению о том, как на основе гликокаликсного «скелета» (он не виден) и микрогранул, путем слияния некоторых из них, образуется любой узор экзины, в данном случае — колумеллятный. Двухъярусность схемы (рис. 1) перекликается с тезисом об уровнях эволюции Л. А. Куприяновой (1969), поддерживаемым Мейер (1977, 1980). Согласно этому тезису сходные формы появляются в ходе параллельной или конвергентной эволюции несколько раз, но каждый раз в модифицированном, обновленном виде. При этом термин параллелизм употребляется для определения развития, идущего от сходных форм к новым сходным (Куприянова, 1969). Ю. А. Филипченко (1924) отмечал, что в высших таксономических группах проявляется так называемый морфологический параллелизм, являющийся следствием одинаковых возможностей развития определенных органов. Предполагаю, что сходные палинологические признаки, рассеянные даже среди отдаленных таксонов, отражают не столько филогенетические отношения, сколько сходные наборы способов (морфогенетических путей), посредством которых реализуется возникновение многообразия в ходе эволюции (Gabarayeva, 1995). Возможно, именно это явление приводит к тому поразительному параллелизму, который часто наблюдается в структуре спородермы у растений различных эволюционных линий.

Расплывающаяся граница между различными типами инфратектума наблюдалась многими авторами (Van Campo, Lugardon, 1973; Blackmore, Barnes, 1987; Guinet, Ferguson, 1989; El-Ghazaly, 1990; Gabarayeva, Rowley, 1994; Nasri-Ayachi, Nabli, 1995) и подчеркивалась мною (Gabarayeva, 1995). Будет очень уместно сослаться здесь на мнение A. Hemsley и P. Griffiths (2000, с. 560) о том, что «самоорганизующиеся системы могут переключать формирование одного паттерна в другой путем лишь малейших модификаций инициальных условий...» Это явление (зыбкая граница между различными типами рисунка экзины) может быть легко объяснено в свете взглядов группы Hemsley на формирование паттерна экзины (Hemsley et al., 1992, 1994; Hemsley, 1998; Hemsley, Griffiths, 2000), которые близки к моим взгля-

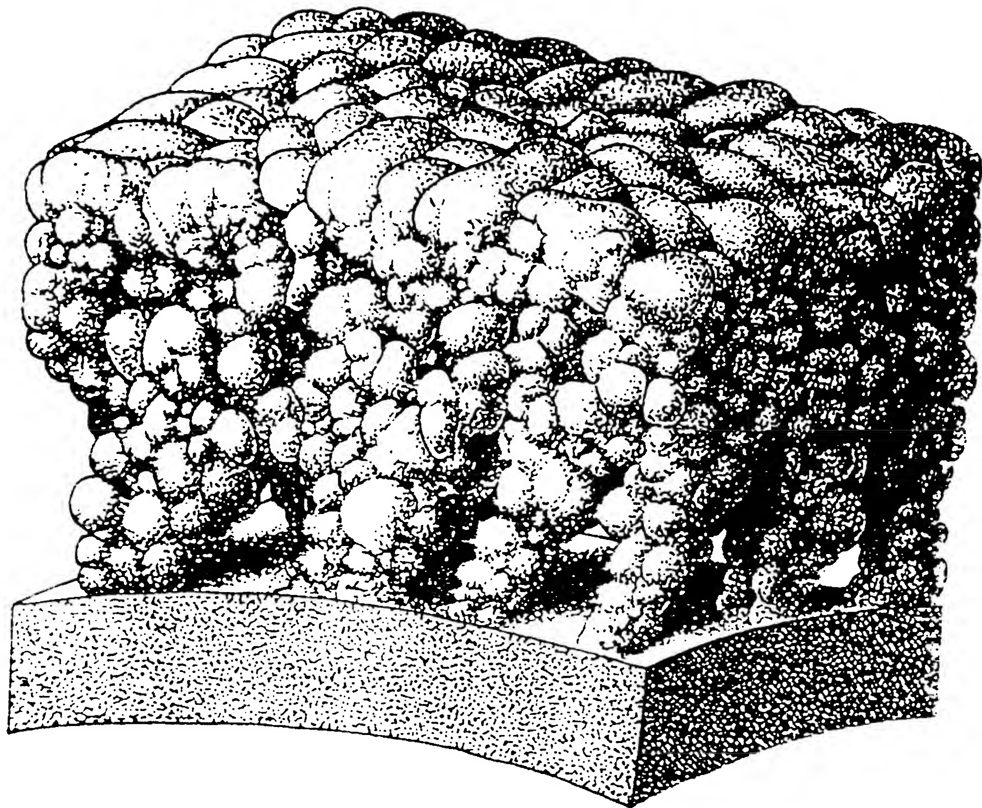


Рис. 2. Схема строения экзины *Epilobium angustifolium* (из статьи Keri, Zetter, 1992 — Fig. 1, B).
Схема приблизительно соответствует нашему представлению о том, как на основе гликокаликсного «скелета» (он не виден) и микрогранул, путем слияния некоторых из них, образуется любой узор зкзины, в данном случае — колумеллятный. Размер глобул очень сильно преувеличен.

дам (Габараева, 1990; Gabarayeva, 1993, 2000) и которые получили подтверждение в эксперименте (Hemsley et al., 1998, 2000).

Данные А. Е. Пожидаева (1989) о наличии непрерывного многообразия скульптуры и конфигурации апертуры у одного и того же вида и возникновении одних и тех же морфологических форм у видов из отдаленных таксонов (Pozhidaev, 1992, 1993, 1995, 1998, 2000a, b), интерпретируемые этим автором не как отклонения от нормы, но как нормальное состояние, находятся в согласии с моей идеей о способе формирования паттерна экзины и о той пластичности развития экзины, которая позволяет, с одной стороны, легкие переходы между паттернами даже в ходе онтогенеза и, с другой стороны, делает существование сходных форм в отдаленных таксонах неудивительным. Я уже предполагала, исходя из онтогенетических данных, что общие палинологические черты, рассеянные в различных таксонах, не отражают филогенетических взаимоотношений между ними, но, скорее, являются выражением одного и того же набора способов, посредством которых эти черты возникают в различных таксонах в ходе эволюции (Gabarayeva, 1995). Основываясь на анализе совсем других данных — непрерывной последовательности переходных форм скульптуры и конфигурации апертуры зрелых пыльцевых зерен, — Пожидаев (1989) заключает, что обсуждаемые факты не имеют филогенетического содержания. Еще один близкий вывод — о том, что оценка филогенеза, основанная

на сравнении генетического кода, будет отличаться от оценки, основанной на морфологии и ультраструктуре спородермы, — последовал исходя из совсем других данных (идеи самоорганизации — Hemsley, 1998).

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49108).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габараева Н. И. Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 311— 322.

Габараева Н. И. Гипотетические пути детерминации структуры экзины // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1353—1362.

Габараева Н. И. Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi* (*Magnoliaceae*) в тетрадном и начале посттетрадного периода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 10—19.

Габараева Н. И. Развитие экзины. I. Модели субструктуры экзины // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 11. С. 1—10.

Габараева Н. И. Развитие экзины. II. Спорополленин. Детерминация рисунка экзины // Бот. журн. 2003б. Т. 88. № 12. С. 12—20.

Куприянова Л. А. Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 10. С. 1502—1512.

Мейер Н. Р. Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1977. 48 с.

Мейер Н. Р. Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений / Под ред. С. Г. Жилина. Л., 1980. С. 86—92.

Пожидаев А. Е. Строение экзины пыльцевых зерен семейства *Lamiaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1410—1422.

Филипченко Ю. А. О параллелизме в живой природе // Успехи современной биологии. 1924. Т. 3. № 3— 4. 255 с.

Audran J.-C. Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana* (*Cycadaceae*): sporal origin of the exinic sporopollenin in cycads // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 33. P. 315—346.

Blackmore S., Barnes S. H. Embryophyte spore walls: origin, development, and homologies // Cladistics. 1987. Vol. 3. P. 185—195.

Blackmore S., Barnes S. H. Palynological diversity // Pollen and spores. Patterns of diversification / Ed. by S. Blackmore, S. H. Barnes. Oxford, 1991. P. 1—8.

Doyle J. A., Hotton C. L. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context // Pollen and spores. Patterns of diversification / Ed. by S. Blackmore, S. H. Barnes. Oxford, 1991. P. 170—195.

El-Ghazaly G. Development of pollen grains of *Catharanthis roseus* (*Apocynaceae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 64. P. 165—174.

Ferguson I. K., Skvarla J. J. The granular interstitium in the pollen of subfamily *Papilionoideae* (*Leguminosae*) // Am. J. Bot. 1983. Vol. 70. P. 1401—1408.

Gabarayeva N. I. Patterns of development in primitive angiosperm pollen // Pollen and spores: patterns of diversification / Ed. by S. Blackmore, S. H. Barnes. Oxford, 1991. P. 257—268.

Gabarayeva N. I. Hypothetical ways of exine pattern determination // Grana. 1993. Vol. 33. Suppl. 2. P. 54—59.

Gabarayeva N. I. Pollen wall and tapetum development in *Anaxagorea brevipes* (*Annonaceae*): sporoderm substructure, cytoskeleton, sporopollenin precursor particles, and the endexine problem // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 123—152.

Gabarayeva N. I. Sporoderm development in *Liriodendron chinense* (*Magnoliaceae*): a probable role of the endoplasmic reticulum // Nordic. J. Bot. 1996. Vol. 16. N 1. P. 1—17.

Gabarayeva N. I. Principles and recurrent themes in sporoderm development // Pollen and spores: morphology and biology / Ed. by M. M. Harley, C. M. Morton, S. Blackmore. Kew, 2000. P. 1 – 16.

Gabarayeva N. I., Grigorjeva V. V. Exine development in *Stangeria eriopus* (*Stangeriaceae*): ultrastructure and substructure, sporopollenin accumulation, the equivocal character of the aperture, and stereology of microspore organelles // Rev. Palaeobot. Palynol. 2002. Vol. 122. P. 185—218.

Gabarayeva N. I., Rowley J. R. Exine development in *Nymphaea colorata* (*Nymphaeaceae*) // Nordic J. Bot. 1994. Vol. 14. P. 671—691.

Guinet Ph., Ferguson I. K. Structure, evolution, and biology of pollen in *Leguminosae* // Advances in legume biology / Ed. by C. H. Stirton, J. L. Zarucchi. 1989. Vol. 29. P. 77—103.

Halbritter H., Hesse M. The convergent evolution of exine shields in angiosperm pollen // Grana. 1995. Vol. 34. P. 108—119.

Hemsley A. R. Nonlinear variation in simulated complex pattern development // J. Theor. Biol. 1998. Vol. 192. P. 73—79.

Hemsley A. R., Collinson M. E., Brain A. P. R. Colloidal crystal-like structure of sporopollenin in the megaspore walls of recent *Selaginella* and similar fossil spores // Bot. J. Linn. Soc. 1992. Vol. 108. P. 307—320.

Hemsley A. R., Collinson M. E., Kovach W. L. et al. The role of self-assembly in biological systems: evidence from iridescent colloidal sporopollenin in *Selaginella* megaspore walls // Phil. Trans. Royal Soc. Lond. B. 1994. Vol. 345. P. 163—173.

Hemsley A. R., Collinson M. E., Vincent B. et al. Self-assembly of colloidal units in exine development // Pollen and spores: morphology and biology / Ed. by M. M. Harley, C. M. Morton, S. Blackmore. Kew, 2000. P. 31—44.

Hemsley A. R., Griffiths P. C. Architecture in the microcosm: biocolloids, self-assembly and pattern formation // Phil. Trans. Royal Soc. Lond. A. 2000. Vol. 358. P. 547—564.

Hemsley A. R., Vincent B., Collinson M., Griffiths P. C. Simulated self-assembly of spore exines // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. P. 105—109.

Hesse M. Cytology and morphogenesis of pollen and spores // Progress in botany / Ed. by H.-D. Behnke. Berlin, Heidelberg, 1991. Vol. 52. P. 19—34.

Keri C., Zetter R. Notes on the exine ultrastructure of *Onagraceae* and *Rhododendroidea* (*Ericaceae*) // Grana. 1992. Vol. 31. P. 119—123.

Kress W. J., Stone D. E. Nature of sporoderm in monocotyledons, with special reference to the pollen grains of *Canna* and *Heliconia* (*Heliconiaceae*) // Grana. 1982. Vol. 21. P. 129—148.

Kurmann M. H. Pollen wall formation in *Abies concolor* and a discussion on wall layer homologies // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2489—2504.

Kurmann M. H. Exine ontogeny in conifers // Microspores: evolution and ontogeny / Ed. by S. Blackmore, B. Knox. London, 1990a. P. 157—172.

Kurmann M. H. Exine formation in *Cunninghamia lanceolata* (*Taxodiaceae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990b. Vol. 64. P. 175—179.

Lugardon B. Exine formation in *Chamaecyparis lawsoniana* (*Cupressaceae*) and a discussion on pteridophyte exospore and gymnosperm exine ontogeny // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 35—51.

Nasri-Ayachi M. B., Nabli M. A. Pollen wall ultrastucture and ontogeny in *Ziziphus lotus* L. (*Rhamnaceae*) // Rev. Palaebot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 85—98.

Pozhidaev A. E. The origin of three- and sixcolpate pollen grains in the *Lamiaceae* // Grana. 1992. Vol. 31. P. 49—52.

Pozhidaev A. E. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (*Aceraceae*). Isomorphism of deviate forms of angiosperm pollen // Grana. 1993. Vol. 32. P. 79—85.

Pozhidaev A. E. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (*Hippocastanaceae*). Patterns in the variety of morphological characteristics // Grana. 1995. Vol. 34. P. 10—20.

Pozhidaev A. E. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. Vol. 104. P. 67—83.

Pozhidaev A. E. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. 2000a. Vol. 109. P. 235—254.

Pozhidaev A. E. Pollen variety and aperture patterning // Pollen and spores: morphology and biology / Ed. by M. M. Harley, C. M. Morton, S. Blackmore. Kew, 2000b. P. 205—225.

Rowley J. R., Skvarla J. J., Chissoe W. F. Exine, onciform zone and intine structure in *Ravenala* and *Phenakospermum* and early wall development in *Strelitzia* and *Phenakospermum* (*Strelitziaceae*) based on aborted microspores // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 98. P. 293—301.

Skvarla J. J., Rowley J. R. Canna generalis, the conjectured function of intine-like components // Pollen and spores: form and function / Ed. by S. Blackmore, I. K. Ferguson. Linn. Soc. Symp. Ser. 1986. Vol. 12. P. 397—399.

Stone D. E. Developmental evidence for the convergence of *Sassafras* (*Laurales*) and *Heliconia* (*Zingiberales*) pollen // Grana. 1987. Vol. 26. P. 179—191.

Taylor Th. N., Zavada M. S. Developmental and functional aspects of fossil pollen // Pollen and spores. Form and function / Ed. by S. Blackmore, I. K. Ferguson. London, 1986. P. 165—178.

Taylor Th. N., Zavada M. S., Archangelsky S. The ultrastructure of *Cyclusphaera psilata* from the Cretaceous of Argentina // Grana. 2987. Vol. 26. P. 74—80.

Van Campo M., Lugardon B. Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelque gymnospermes et angiospermes // Pollen and spores. 1973. Vol. 15. P. 171—187.

Walker J. W. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms // The evolutionary significance of the exine / Ed. by I. K. Ferguson, J. Muller. London, 1976. P. 251—308.

Walker J. W., Skvarla J. J. Primitive columellales pollen: a new concept in the evolutionary morphology of angiosperms // Science. 1975. Vol. 187. P. 445—447.

Zavada M. S., Gabarayeva N. I. Comparative pollen wall development of *Welwitschia mirabilis* and selected primitive angiosperms // Bull. Torrey Bot. Club. 1991. Vol. 118. P. 292—302.

SUMMARY

Theoretically, any transitions from one pattern of exine structure to another are possible in evolution and in ontogeny: re-distribution of receptors of the sporopollenin accumulation inside the glycocalyx units allows such a possibility, and makes all the patterns equivalent. From this it is clear, how conventional are the borders between the types of the exine, and how easy to realize are any transitions between them.

But the fact of the preferencial existence of the homogenous type of exine structure (exospore) in spores in comparison with pollen grains and the existence of microgranular stage in early ontogeny of sporoderm of many species, studied by us and other authors, force us to emphasize their more probable initial status in the course of evolution. Apparently, the priority in this respect is for the microgranular type, though the homogenous type may also correspond to irregular distribution of the sporopollenin receptors, but much more compact, or to receptorless accumulation of sporopollenin by self-assembly.

We suggested (1995) and suggest now that similar palynological characters dispersed among even remote taxa, reflect not so much phylogenetic relationships as similar sets of modes (morphogenetic ways). Probably, it is the phenomenon which brings about to that striking parallelism which is often observed in the sporoderm structure in plants from different evolution branches.

This phenomenon (a blurring border between different types of exine patterns) can be easily explained in the light of views of Hemsley team on the formation of exine pattern by self-assembly. Having proceed from their own data, Pozhidaev (1989) and later Hemsley (1998) concluded about the absence of a phylogenetic contents in these data.

УДК 581.526.42

© В. И. Василевич

ТРАВЯНЫЕ ЕЛЬНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH. HERB SPRUCE FORESTS IN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 24.06.2003

В группе ассоциаций травяных ельников выделены три ассоциации: Filipendulo-Piceetum, Aconito-Piceetum и Geranio-Piceetum. Эта группа ассоциаций характеризуется наличием мезогигрофитов в травяном ярусе, обильным проточным увлажнением и богатыми почвами. Filipendulo-Piceetum занимает более сырые местообитания, а Aconito-Piceetum — более мезофильные. Обе ассоциации встречаются по всему ареалу ельников в Европейской России, а асс. Geranio-Piceetum замещает их в подзоне северной тайги. Каждая ассоциация включает группу дифференциальных видов с определенной экологией. В классификационной системе ельников Центральной Европы и Фенноскандии такие ельники отсутствуют. Отчасти аналогами могут служить ассоциации Bazzanio-Piceetum и Melico-Piceetum aconitosum.

Ключевые слова: травяные ельники, классификация, Европейская Россия.

В. Н. Сукачев (1931) выделил группу ассоциаций травяных ельников Piceeta herbosa и дал этой группе следующую характеристику. Это ельники с густым и высоким травяным покровом, приуроченные ко дну долин небольших речек и ручьев. Они встречаются в виде узких полос на богатой сырой и даже мокрой почве, весной затопляемой полыми водами, но обязательно проточной водой. Древостой негустой, из ели с примесью березы. Подлесок развит довольно хорошо. В нем бывают обильны *Frangula alnus*,[1] *Padus avium*, *Ribes nigrum*. Моховой покров развит слабо. К сожалению, название Piceeta herbora использовалось в дальнейшем по отношению к самым разным лесам, в травяно-кустарничковом ярусе которых заметную роль играют травы. Сукачев включил в эту группу ельник-лог (Piceetum fontinale) и ельник травяно-сфагновый (Piceetum sphagnoso-herbosum). Он дал лишь крайне краткую геоботаническую характеристику этих ассоциаций. К травяным ельникам следует относить лишь те ельники, в нижних ярусах которых существенное участие принимают мезогигрофиты. Нередко такие ельники называли приручьевыми.

Приручейные ельники не занимают сколько-нибудь значительных площадей, но из-за своего своеобразия они всегда привлекали внимание геоботаников, и описания приручьевых ельников имеются во многих работах. Приручейные ельники встречаются во всех районах ареала ели (Поварницын, 1963). Для них характерно переменное увлажнение: весной и в начале лета наблюдаются вспышки заболачивания, а во второй половине лета идет разложение растительных остатков (Пьявченко, 1956).

[1] Авторы латинских названий растений приведены в таблице, а у видов, в ней отсутствующих, — при первом упоминании в тексте.

	Filipendulo-Piceetum				Aconito-Piceetum	
	Типичный вариант		Вариант с *Carex cespitosa*	Вариант с *Calamagrostis canescens*		
Число описаний	12		1	1	14	
Сомкнутость крон	0.65		0.6	0.5	0.75	
Древостой						
Picea abies (L.) Karst.	0.8	100	0.8	0.7	0.8	100
Betula pubescens Ehrh.	0.1	100	0.2	0.3	0.1	78
Alnus incana (L.) Moench		17				
Populus tremula L.		25	+		0.1	50
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.		17				
Fraxinus excelsior L.		25				
Pinus sylvestris L.		8				
Подрост						
Picea abies (L.) Karst.	3	92	5	10	3	78
Populus tremula L.		8	+			7
Alnus incana (L.) Moench		50	1			42
Tilia cordata Mill.		8				
Fraxinus excelsior L.		8				
Betula pubescens Ehrh.		17		+		7
Подлесок						
Sorbus aucuparia L.	1	83	2	+	2	93
Frangula alnus Mill.		8				
Daphne mezereum L.		50				57
Lonicera xylosteum L.		17				64
Ribes nigrum L.	1	33			2	29
Padus avium Mill.		33				50
Rosa acicularis Lindl.		58	+			42
Juniperus communis L.	1	17				
Salix aurita L.				+		
Ribes spicatum Robson					1	50
Травяной ярус						
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	25	100	2			43
Geum rivale L.	3	83	+	+		43
Crepis paludosa (L.) Moench	3	75		+		36
Ranunculus repens L.	1	42	+			7
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	4	83			1	43
Equisetum sylvaticum L.	5	75	1		2	78
Angelica sylvestris L.		58	+	1		36
Cirsium heterophyllum (L.) Hill		42				36
Trollius europaeus L.		33				50
Chrysosplenium alternifolium L.		33				14
Caltha palustris L.		25				7
Viola epipsila Ledeb.		58	1			28
Equisetum palustre L.		17		2		
Galium palustre L.		33	+			
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.		25		+		

	Filipendulo-Piceetum				Aconito-Piceetum	
	Типичный вариант		Вариант с *Carex cespitosa*	Вариант с *Calamagrostis canescens*		
Lysimachia vulgaris L.		17				
Comarum palustre L.		17				
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.		42				14
Geranium palustre L.		17				
Carex cespitosa L.	2	42	50	1		
Calamagrostis canescens (Web.) Roth	1	42	1	30		
Aconitum septentrionale Koelle	2	42			27	100
Oxalis acetosella L.	3	92	1	+	26	100
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	1	75	+	+	4	86
Athyrium filix-femina (L.) Roth	1	67			1	64
Circaea alpina L.	2	17				14
Dryopteris austriaca (Jacq.) Woynar	2	33			1	29
Geranium sylvaticum L.		50			2	71
Vaccinium myrtillus L.	2	50	5	2	3	50
V. vitis-idaea L.		67	2	1	2	86
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt		58	+	1		86
Trientalis europaea L.		75	+	+		93
Linnaea borealis L.		50			1	50
Luzula pilosa (L.) Willd.		25				57
Pyrola rotundifolia L.		33				21
Orthilia secunda (L.) House		33		+		43
Lycopodium annotinum L.		8				14
Rubus saxatilis L.	2	83	+	1	7	93
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth		33			2	57
Convallaria majalis L.		17				29
Melica nutans L.		25		+		57
Milium effusum L.		8				43
Paris quadrifolia L.		33		+		57
Fragaria vesca L.		25				64
Viola riviniana Reichenb.		17				21
Carex digitata L.		17				57
Solidago virgaurea L.		50	+			54
Vicia sylvatica L.		17				36
Actaea spicata L.		8			1	64
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs		33			1	79
Equisetum pratense L.		58				57
Rubus idaeus L.		25				64
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.		33				
Ranunculus acris L.		8				29
Veronica chamaedrys L.						14
Galeobdolon luteum Huds.		17				
Lathyrus vernus (L.) Bernh.		25	+		1	86
Asarum europaeum L.		8				14
Galium odoratum (L.) Scop.		8				14
Viola mirabilis L.						29
Aegopodium podagraria L.		8			3	36

	Filipendulo-Piceetum				Aconito-Piceetum	
	Типичный вариант		Вариант с *Carex cespitosa*	Вариант с *Calamagrostis canescens*		
Pulmonaria obscura Dumort.		8				50
Stellaria holostea L.		8				36
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt		33	+	+		42
Geum urbanum L.						21
Atragene sibirica L.					3	14
Carex globularis L.	2	17				
Rubus chamaemorus L.		17				
R. arcticus L.		17			1	29
Carex cinerea Poll.		17				
Rubus humilifolius C. A. Mey.				+		
Carex nigra (L.) Reichard				+		
Моховой ярус						
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	3	67	1	1	4	60
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	5	67			6	62
Dicranum polysetum Sw.		8				29
D. scoparium Hedw.		42				21
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) DeNot.		33				7
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	8	67	+	+	14	86
Mnium rugicum Laur.	5	42	+			7
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.		25				36
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr.		42	+		1	36
Mnium punctatum Hedw.	4	33				7
M. pseudopunctatum Bruch et Schimp.	2	25				7
M. affine Bland.		8				14
M. medium B. S. G.		8			2	29
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	2	17			1	14
Brachythecium rivulare B. S. G.		17				7
B. salebrosum (Web. et Mohr.) B. S. G.						29
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.		25				
C. giganteum (Schimp.) Kindb.		8	+	+		
Polytrichum commune Hedw.						14
Sphagnum warnstorfii Russ.	7	25	5	30		7
S. russowii Warnst.	3	17				
S. centrale C. Jens.	2	8				
S. girgensohnii Russ.		17				
S. squarrosum Crome				+		
S. wulfianum Girg.				+		

Примечание. Правые числа в колонках — среднее проективное покрытие, (%), левые — постоянство.

В связи с переменностью увлажнения и богатством почвы азотом и кальцием травяной ярус богат видами. В этих условиях наблюдается значительная фитоценотическая замещаемость видов травяного яруса, когда преобладание того или иного вида не говорит о какой-либо смене условий местообитания. Сообщества этой группы местообитаний образуют сложную непрерывную и широко

варьирующуюся систему, в которой нелегко вычленить отдельные растительные ассоциации.

По своему флористическому составу, набору обильных видов в нижних ярусах эти леса весьма сильно отличаются от мезофильных еловых лесов, занимающих плакорные местообитания.

Ельник таволговый (Filipendulo-Piceetum)

Наиболее широко распространены ельники, в травяном ярусе которых преобладает *Filipendula ulmaria*. 12 описаний такого ельника были сделаны в разных районах Северо-Запада и прилегающих областях.

Древостой ельника таволгового имеет среднюю сомкнутость крон 0.65. К ели постоянно примешивается береза (*Betula pubescens*), изредка — *Alnus incana*, *A. glutinosa* и осина.

Имеется довольно обильный и постоянный подрост ели, кроме нее довольно постоянен только подрост серой ольхи. В редком кустарниковом ярусе постоянны *Sorbus aucuparia*, *Daphne mezereum* и *Rosa acicularis*, но последний вид встречается только в описаниях с запада Архангельской, Вологодской областей и востока Ленинградской обл.

Травяной ярус характеризуется доминированием *Filipendula ulmaria*. Кроме нее обильны и постоянны *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum*, *Equisetum sylvaticum*. Довольно часто встречаются *Carex cespitosa*, *Calamagrostis canescens*, *Ranunculus repens*, *Viola epipsila*. Это все гигромезофиты, отсутствующие или относительно редко встречающиеся в мезофильных еловых лесах. Из видов мезофильных ельников постоянны и обильны *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, довольно постоянны *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*. Такое сочетание разных по экологии видов частично объясняется наличием микрорельефа, а частично — переменным увлажнением в течение вегетационного сезона.

Моховой ярус имеет среднее проективное покрытие около 45 %. В нем обильны и постоянны обычные лесные *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Кроме них высокое покрытие имеют *Mnium rugicum*, *M. punctatum*, *M. pseudopunctatum*, *Calliergonella cuspidata*, *Cirriphyllum piliferum*, *Sphagnum warnstorfii*. Эти виды распределены крайне неравномерно; они имеют высокое покрытие в отдельных описаниях, но их постоянство невысоко. Все эти виды свидетельствуют о высоком эвтрофном увлажнении.

Таволговые ельники довольно часто приводятся в работах по лесам Европейской России. Впервые их описал Н. А. Коновалов (1928) под названием Piceetum mixto-herbosum, отметив, что в них преобладает *Oxalis acetosella* и много *Maianthemum bifolium*, *Phegopteris connectilis*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Equisetum sylvaticum*, *Crepis paludosa*. Ю. Д. Цинзерлинг (1932) выделял на северо-западе европейской части РСФСР асс. Piceetum fontinale с *Calamagrostis canescens*, *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Equisetum sylvaticum*, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Его асс. P. tilioso-fontinale имеет примерно такой же травяной ярус, а отличается главным образом наличием во втором древесном ярусе липы, клена, вяза и ильма. Piceetum herbosum Л. А. Соколовой (1931) из Новгородской обл. почти не содержит гигромезофитов, кроме *Filipendula ulmaria*. А. А. Ниценко (1960) на территории Ленинградской обл. выделял таволговые и кислично-таволговые ельники, в которых обильны *Cirsium oleraceum* и *Calamagrostis canescens*. Он отмечал, что они широко распространены в подзонах южно-таежных и хвойно-широколиствен-

ных лесов. К востоку в них увеличивается роль *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis canescens*. Он вполне обоснованно считал, что сероватовейниковые ельники приурочены к более бедным почвам. Дернистоосоковые ельники, по его мнению, последняя стадия превращения елового леса в низинное болото.

В Новгородской обл. в асс. Piceetum athyrioso-ulmariosum (Полянская и др., 1937) обильны *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*, *Athyrium filix-femina*, *Urtica dioica* L., *Trollius europaeus*, *Myosotis palustris* (L.) L., *Impatiens noli-tangere* L., *Chrysosplenium alternifolium*, *Solanum dulcamara* L., *Humulus lupulus* L. В моховом ярусе встречаются *Mnium cuspidatum* Hedw., *M. affine*, *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium*, *Brachythecium salebrosum*, *Thuidium philibertii*, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske. В Piceetum filipendulosum из Тверской обл. (Невский, 1960) из необычных для этой ассоциации видов встречаются *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. и *Cardamine amara* L. В Piceetum herbosum с юго-востока Псковской обл. (Говорухин, Мильков, 1951) в травяном покрове обильны *Deschampsia cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Ranunculus acris*, *Potentilla erecta*. Из Эстонии очень близкий по составу ельник привел A. Rühl (1936).

Эта ассоциация относительно азональна в связи с тем, что она занимает неплакорные местоположения в долинах рек и в понижениях рельефа с близким залеганием проточных грунтовых вод. Ее приводит А. М. Леонтьев (1937) для севера Архангельской обл., а Ю. П. Юдин (1953) отмечал, что она встречается по всей Республике Коми. В. Н. Андреев (1935) приводит асс. Piceetum filipendulosum для Северного Тимана. В ней доминирует *Filipendula ulmaria* и обильны *Comarum palustre*, *Carex cespitosa*, *C. cinerea*. Северо-таежные сообщества этой ассоциации заметно отличаются от встречающихся на Северо-Западе. В ассоциациях Piceetum inundato-fruticosum и P. fontinale (Леонтьев, 1937) в кустарниковом ярусе встречаются *Lonicera pallasii* Ledeb., *Rosa acicularis*, а в травяном ярусе заметную роль играют *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum* L., *Cirsium heterophyllum*, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin. В моховом покрове — *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*. Piceetum ulmariosum, описанный С. С. Архиповым (1932) из Котласского р-на Архангельской обл., ближе по составу к таволговому ельнику Северо-Запада. В его асс. P. herbosum в густом травяном покрове наиболее обильным видом является *Equisetum palustre*, обильны *Aegopodium podagraria*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Viola mirabilis*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Linnaea borealis*, *Aconitum septentrionale*, *Actaea spicata*. Этот район находится близко к северной границе южной тайги, чем и объясняется богатство травяного яруса. На водоразделе Онеги и Северной Двины Л. А. Соколова (1937) описала асс. Piceetum caricosum, в травяном ярусе которой преобладают *Filipendula ulmaria* и *Carex cespitosa*, обильны *Aconitum septentrionale*, *Milium effusum*, *Geranium sylvaticum*, *Saussurea alpina*, *Equisetum sylvaticum*. Мхи встречаются отдельными пятнами (*Mnium cinclidioides* Hueb., *Sphagnum girgensohnii*). В северной Карелии В. И. Рутковский (1933) выделил асс. Piceetum fontinale, в которой постоянны брусника, черника, *Lycopodium annotinum*, *Solidago virgaurea*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis* и *Equisetum sylvaticum*. Эта ассоциация отличается почти полным отсутствием гигромезофитов, хотя и приурочена к слабо заболоченным поймам ручьев и логам. Одноименная ассоциация из этого же региона С. Я. Соколовым (1926) характеризуется преобладанием черники и *Equisetum sylvaticum*, а С. Усковым (1930) — высоким обилием *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott и *Filipendula ulmaria*. Также в Карелии М. И. Виликайнен (1957) описал ельник травяной с подлеском из *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes nigrum* и *R. spicatum* Robson, а в травяном ярусе — *Calamagrostis*

canescens, *Filipendula ulmaria*, *Crepis paludosa*, *Cirsium heterophyllum*, *C. oleraceum* и *Equisetum pratense.*

Своеобразен видовой состав травяного яруса в асс. P. herboso-turfosum из бассейна р. Вычегды (Колесников, 1985), где встречаются *Polygonum bistorta* L., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Geranium sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Crepis paludosa.*

На севере Вологодской обл. в подзоне средней тайги А. П. Шиманюк (1931) описал ряд ассоциаций (Piceetum fontinale, P. denso-herbosum, P. sparso-herbosum, P. herboso-sphagnosum) с господством в травяном ярусе *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, *Trollius europaeus*, *Aconitum septentrionale* и некоторых неморальных видов.

Встречается таволговый ельник и в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. В Белоруссии распространена асс. P. fontinale-herbosum (Юркевич и др., 1971; Бойко и др., 1975), в травяном ярусе которой широко представлены неморальные виды *Asarum europaeum*, *Hepatica nobilis* Mill., *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, но доминируют гигромезофиты *Impatiens noli-tangere*, *Athyrium filix-femina*, *Filipendula ulmaria*. Постоянно встречаются *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Geum rivale*, *Cirsium oleraceum*, *Lysimachia vulgaris*. Близка к ней асс. Alneto-Piceetum filicosum с торфяным горизонтом до 70—90 см, встречающаяся в Белорусском Полесье (Юркевич и др., 1977). Восточнее описана ассоциация ельник разнотравный с преобладанием в травяном ярусе *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, *Filipendula ulmaria* (Гроздов, 1950).

В Вологодской обл. А. А. Корчагин (1929) описал асс. P. magno-herbosum с *Matteuccia struthiopteris*, *Dryopteris austriaca*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum*, *Atragene sibirica*. Там же К. А. Гаврилов и В. Г. Карпов (1962) отмечают в одноименной ассоциации *Athyrium filix-femina*, *Cirsium heterophyllum*, *Dryopteris carthusiana*, а в асс. P. filipendulosum при преобладании таволги обильны *Aconitum septentrionale*, *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis purpurea*, *Athyrium filix-femina*. Их асс. P. herboso-uliginosum отличается от предыдущих более богатым травяным ярусом, в котором встречаются *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*.

Высокотравный ельник из бассейна р. Ветлуги (Смирнова, 1936) характеризуется преобладанием в травяном покрове *Filipendula ulmaria*, *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina* и *Urtica dioica*. Из сибирских видов там встречается *Rubus humilifolius*. Эту же ассоциацию под названием P. filipendulosum она (Смирнова, 1943, 1954) описала несколько восточнее, на севере Кировской обл.

Асс. Piceetum ulmariosum встречается и в Подмосковье (Коновалов, Поварницын, 1931), в Нижегородской обл. (Соколов, 1931). В Молого-Шекснинском междуречье, ныне залитом Рыбинским водохранилищем, в асс. P. filicoso-filipendulosum доминируют *Athyrium filix-femina* и *Filipendula ulmaria*. Наряду с обычными для этой ассоциации видами там встречается *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, а в моховом ярусе преобладают *Climacium dendroides* и *Mnium pseudopunctatum* (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). Кроме этой ассоциации они приводят асс. P. filipendulosum, очень близкую по флористическому составу к предыдущей.

Кроме сравнительно слабо заболоченных ельников с высоким обилием в травяном ярусе *Filipendula ulmaria* и *Calamagrostis canescens* или *C. purpurea* в литературе можно найти описания ельников, в которых значительное участие принимают виды эвтрофных болот. Такие ельники, несомненно, образуют особую ассоциацию. К ним можно отнести описанную Ю. Д. Цинзерлингом (1932) асс. Piceetum alnoso-fontinale, которая характеризуется значительной примесью черной ольхи

в древесном ярусе и рядом болотных видов в травяном ярусе (*Calla palustris* L., *Caltha palustris*, *Equisetum fluviatile* L.). Близка к ней и асс. Piceetum inundo-sphagnosa Б. П. Колесникова (1985) из бассейна Вычегды. Фон в ней создают *Carex juncella* (Fries) Th. Fries, *C. cespitosa*, *Calamagrostis purpurea*, а в понижениях растут *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre*, *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Cardamine amara*. Сюда же можно отнести Piceetum uliginosum А. А. Корчагина (1929) из Вологодской обл., в которой между буграми на жидком торфе растут *Calla palustris*, *Carex cespitosa*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*. Для той же Вологодской обл. приводится близкая по флористическому составу асс. Piceetum herboso-sphagnosum (Гаврилов, Карпов, 1962). Эта ассоциация весьма эвтрофная, но в моховом ярусе преобладает умеренно олиготрофный *Sphagnum girgensohnii*. В Белорусском Полесье встречается асс. Alneto-Piceetum palustri-mixtoherbosum (Юркевич и др., 1977), отличающаяся обилием болотного разнотравья и присутствием в моховом ярусе *Sphagnum squarrosum* и *S. girgensohnii*. Для Орловской обл. подобную ассоциацию (P. herbosum) приводит П. А. Орлов (1956).

На Урале ельник с доминированием в травяном ярусе *Filipendula ulmaria* описала впервые К. Н. Игошина (1930). В этом ельнике обильны *Aconitum septentrionale*, *Viola epipsila*, *Oxalis acetosella*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*, *Crepis paludosa*, *Geum rivale*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus repens*, *Cirsium oleraceum*, а также ряд видов, отсутствующих в западной части ареала этого ельника (*Athyrium crenatum* (Sommerf.) Rupr., *Rubus humilifolius*). Очень близок к этому ельнику ельник приручьевой Е. И. Юргенсона (1958). В еловых и елово-кедровых лесах с бореальными мезогигрофитами (Игошина, 1964) в травяном покрове встречаются, кроме того, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Valeriana wolgensis* Kazak., *Calamagrostis purpurea*, *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski. Для Удмуртии таволговый ельник приводит Л. А. Мустафин (1938).

Ельники с преобладанием в травяном ярусе *Carex cespitosa* редко упоминаются в литературе. Ф. В. Самбук (1927) приводит такой ельник для севера Вологодской обл., отмечая, что там также обильны *Filipendula ulmaria*, *Equisetum pratense*, *Calamagrostis purpurea*, а в моховом покрове — *Sphagnum girgensohnii*. В Piceetum caricoso-sphagnosum из Вологодской обл. (Гаврилов, Карпов, 1962) в травяном ярусе господствуют *Carex cespitosa*, *C. loliacea* L., *C. disperma* Dew., *C. cinerea*; встречаются морошка и клюква. В моховом ярусе преобладают *Sphagnum centrale* и *S. girgensohnii*. На восточном склоне Полярного Урала В. Б. Сочава (1927) описал асс. Grumipiceetum wiluicosum, где в травяном ярусе доминирует *Carex juncella* и обильны *Alopecurus pratensis* L., *Polygonum bistorta*, *Festuca rubra* L., *Sanguisorba officinalis* L. Д. Н. Сабуров (1972) в Архангельской обл. в бассейне Пинеги описал ассоциации Piceetum filipendulosum и P. equisetoso-caricosum с *Carex cespitosa* и *Equisetum palustre*.

В работе А. А. Корчагина и М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1957) по лесам Молого-Шекснинского междуречья приводится асс. P. calamagrostosum, в травяном ярусе которой преобладает *Calamagrostis canescens*, а видовой состав свидетельствует о несколько более олиготрофных условиях. Такую же ассоциацию приводит Д. Н. Сабуров (1972) для Архангельской обл., а А. А. Корчагин (1940) приводил ассоциации Piceetum filipendulosum и P. calamagrostoso-filipendulosum для Печоро-Илычского заповедника. Эти же ассоциации приводит В. А. Мартыненко (1999) для Республики Коми, отмечая, что ельник таволговый (лабазниковый) и ельник вейниково-лабазниковый (с *Calamagrostis purpurea*) широко распространены по всей таежной зоне республики, а ельник вейниковый часто встречается в средней и северной тайге.

Такой детальный обзор литературы по таволговым ельникам необходим потому, что они довольно разнообразны по флористическому составу и соотношению видов травяного яруса. К тому же из-за небольших площадей они представлены обычно небольшим числом описаний, благодаря чему их состав в каждом месте в значительной мере случаен.

В наших материалах имеется только одно описание с доминированием *Carex cespitosa*. Этот вид довольно часто встречается в таволговом ельнике и иногда бывает обилен. Кроме того, большинство видов с высоким постоянством и обилием встречаются в описании с осокой. Нет там только *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa* и *Aconitum septentrionale*. Это свидетельствует о несколько более бедных почвах в осоковом ельнике, и данный ельник можно рассматривать в качестве особого варианта таволгового ельника, встречающегося к тому же весьма редко.

Одно описание характеризуется высоким обилием *Calamagrostis canescens*, который довольно постоянен в таволговом ельнике и иногда имеет покрытие до 5 %. Оно также достаточно сходно по флористическому составу с основным массивом описаний таволгового ельника, хотя таволга там отсутствует. Нет там и видов богатых влажных лесов (*Cirsium oleraceum*, *C. heterophyllum*, *Ranunculus repens*). Это описание можно присоединить к данной ассоциации, хотя при классификации березняков таволговые и серовейниковые ельники были отнесены к разным ассоциациям. Первые представляют начало эвтрофного ряда заболачивания березняков, а вторые — начало олиготрофного ряда.

Решить вопрос о принадлежности какого-то одного описания к определенной ассоциации весьма непросто. Одно описание содержит относительно случайный набор видов и по нему нельзя установить необходимые для данной ассоциации признаки.

Иногда как особую ассоциацию выделяют ельник гравилатовый (Курнаев, 1968; Савельева, 2000; Рысин, Савельева, 2002), но *Geum rivale* обилен и постоянен в таволговом ельнике, а по флористическому составу заметных отличий в гравилатовом ельнике нет.

Ельник аконитовый (Aconito-Piceetum)

Древостой этой ассоциации сложен елью с постоянной примесью березы (*Betula pubescens*) и осины. Его средняя сомкнутость — 0.7, в подросте преобладает ель. Из других древесных пород достаточно постоянно встречается только *Alnus incana*. Подлесок развит довольно слабо. В нем постоянна *Sorbus aucuparia*, относительно постоянны *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes spicatum*, *Padus avium*. Из восточных видов встречаются *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*.

В травяном ярусе этой ассоциации доминируют *Aconitum septentrionale* и *Oxalis acetosella*. Кроме того, обильны и постоянны широко распространенные в таежной зоне лесные мезофиты: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Dryopteris carthusiana*, *Linnaea borealis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*. Неморальные виды играют незначительную роль в травяном ярусе, более или менее постоянны только *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*.

Для этой ассоциации характерно наличие довольно большой группы видов гигромезофитов (*Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Viola epipsila*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum sylvaticum*, *Trollius europaeus*). Эти виды малочисленнее и гораздо менее постоянны, чем в ельнике таволговом. Отсутствует здесь большая

группа гигрофитов (*Carex cespitosa*, *Equisetum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Comarum palustre*, *Calamagrostis canescens*, *Lysimachia vulgaris*, *Carex globularis*). Хотя каждый из них не имеет высокого постоянства в таволговом ельнике, в целом эта группа видов может служить дифференцирующей для этих двух ассоциаций.

В моховом ярусе самым обильным и постоянным видом является *Rhytidiadelphus triquetrus*. Заметную роль играют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Относительно часто встречаются *Brachythecium starkei* и *Climacium dendroides*. По сравнению с ельником таволговым в этой ассоциации значительно ниже обилие и постоянство *Mnium rugicum*, *M. punctatum*, *M. pseudopunctatum*, *Calliergon cordifolium*, *Sphagnum warnstorfii*, *S. russowii*.

Весь видовой состав этой ассоциации свидетельствует о том, что она занимает довольно сильно увлажненные местообитания, но более сухие, чем ельник таволговый. Почвы богатые, а увлажнение проточное. Переувлажнение и заливание весной явно менее продолжительные, чем в таволговом ельнике.

Встречается эта ассоциация в ровных и плоских понижениях рельефа, в нижних частях пологих склонов. Описания этой ассоциации были сделаны в восточных районах Ленинградской обл. (Подпорожском), в Вытегорском и Сокольском районах Вологодской обл. и в Каргопольском р-не Архангельской обл. Западнее эта ассоциация не встречается. Такая же ситуация наблюдается и в мелколиственных лесах (березовых и осиновых). Это дало основание Ю. Д. Цинзерлингу (1925) считать *Aconitum septentrionale* сибирским видом, но он широко распространен в лесах Фенноскандии и горных лесах Центральной Европы. Не совсем понятно, почему он встречается редко и не бывает обилен в лесах северо-запада Европейской России.

Эта ассоциация близка к ельнику высокотравному, выделяемому иногда в лесах Европейской России. Она характеризуется присутствием в травяном ярусе со значительным обилием видов сибирского таежного высокотравья, среди которых основными являются *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Crepis sibirica* L., *Cacalia hastata* L., *Thalictrum minus* L. Эта ассоциация встречается преимущественно в восточной части Русской равнины. На востоке она встречается во всех подзонах тайги. Ее наиболее западные форпосты находятся в Карелии (Виликайнен, 1957) и на востоке Ленинградской обл. Из видов таежного высокотравья там встречается только *Aconitum septentrionale*. Для Западного Притиманья А. А. Корчагин (1956) приводит ассоциации Piceetum magno-herbosum и P. oxalido-mixtoherbosum, для которых характерны *Aconitum septentrionale* и *Thalictrum minus* с высоким обилием. На севере Кировской обл. А. Д. Смирновой (1954) описана асс. P. aconitoso-athyriosum, в которой обилен аконит, *Athyrium crenatum* и встречаются *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*. В ней также присутствует ряд неморальных видов: *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*. Неморальные виды встречаются также в асс. P. aconitosum (Сабуров, 1972) из бассейна р. Пинеги. Значительное участие в ней принимают *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus*. В Печоро-Илычском заповеднике, на Северном Урале, А. А. Корчагин (1940) описал асс. P. aconitoso-calamagrostosum с доминированием в травяном ярусе *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis purpurea*, а также Abietetum aconitosum, в травяном ярусе которой кроме аконита обильны *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Viola biflora* L. На Урале встречаются елово-пихтовые и пихтово-еловые леса с бореальным высокотравьем (Игошина, 1964) на склонах гор, по берегам ручьев, по пойменным и надпойменным террасам. В этих местообитаниях преобладают ассоциации аконитовые, вейниковые и геранево-вейниковые. В крупнотравном ельнике в северной тайге (Чертовской, Волосевич, 1967) преобладают *Delphinium elatum*, *Geranium sylvaticum*, *Aconitum septentrionale*, *Rubus saxatilis*.

В республике Коми по всей таежной зоне в долинах ручьев и речек часто встречается ассоциация ельник аконитово-разнотравный (Мартыненко, 1999), в травяном ярусе которой доминирует *Aconitum septentrionale*, а другие виды таежного высокотравья отсутствуют. Нет их и в ассоциации ельник аконитово-вейниковый с *Calamagrostis purpurea*.

Ельник гераневый (Geranio-Piceetum)

Эта ассоциация характеризуется богатым травяным покровом, в котором значительное участие принимают мезофильные луговые виды и виды более влажных местообитаний. Она приурочена в основном к подзоне северной тайги, вплоть до редколесий. Обилие луговых видов связано с пониженной сомкнутостью древостоя (от 0.1 до 0.6—0.7). Подлесок выражен в разной степени, в нем иногда обилен *Juniperus communis*, встречаются *Sorbus aucuparia*, *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*. На Кольском п-ове встречаются *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Cotoneaster uniflorus* Bunge (Аврорин и др., 1936). В травяном ярусе доминирует *Geranium sylvaticum*, кроме нее обильны *Vaccinium myrtillus*, *Trollius europaeus*, *Rubus saxatilis*, *Cirsium heterophyllum*, *Melica nutans*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*. Из луговых видов встречаются *Anthoxanthum odoratum* L., *Chamaenerion angustifolium*. Бореальные лесные виды присутствуют в значительном количестве и довольно обильны (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* L., *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Melampyrum sylvaticum* L.). Нередко встречаются *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis purpurea*, что сближает эту ассоциацию с ельниками аконитовым и таволговым.

Моховой покров развит в разной степени, от сомкнутого до отдельных небольших пятен. Основную роль в нем играют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Это самая богатая северотаежная ассоциация ельников. А. М. Леонтьев (1937) отмечает, что она встречается на суглинистых богатых карбонатных почвах, Л. А. Соколова (1937) описывала ее на заливных террасах рек, в условиях высокого богатства почв и хорошего дренажа, о приуроченности ее к поймам рек писал и А. А. Корчагин (1940). Описания этой ассоциации приводят А. А. Коровкин (1934) (Sparsae-Piceetum geraniosum) и Н. А. Аврорин, М. Х. Качурин и А. А. Коровкин (1936) для Хибинских гор (Sparsae-Piceetum alnosum boreale, S.-P. geranioso-myrtillosum). На севере Архангельской обл. ее описывали Л. А. Соколова (1937) и А. М. Леонтьев (1937) под названием P. herboso-juniperosum, а в предгорьях Северного Урала — А. А. Корчагин (1940) под названием P. mixto-herbosum. Кроме того, в его работе приводится асс. Betuleto-Piceetum (Abietetum) geranioso-calamagrostosum с доминированием в травяном ярусе *Geranium sylvaticum* и *Calamagrostis purpurea*. Эта ассоциация — в предгорьях и нижних частях склонов Урала.

На Южном Тимане и в бассейне средней Вычегды, в Республике Коми встречается ассоциация ельник кисличнo-хвощево-разнотравный (Мартыненко, 1999). Содоминантами в этой ассоциации являются кислица и *Equisetum sylvaticum*, а флористический состав полностью соответствует таковому ельника гераневого. В лесах Полярного Урала В. Ю. Нешатаева и В. А. Демьянов (2002) выделили серию (правильнее цикл) Geraniosa. В Piceetum geraniosum этого цикла доминирует *Solidago virgaurea* и обильны *Linnaea borealis*, *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis purpurea*, *Geranium albiflorum* Ledeb. (вид, близкий к *G. sylvaticum*, замещающий ее на Урале), иногда *Dryopteris carthusiana*.

Эта ассоциация представляет собой северный вариант травяных ельников. Она сменяет в подзоне северной тайги ельник аконитовый. *Geranium sylvaticum* нередко обильна и в более южных ельниках, но там она никогда не бывает доминантом травяного яруса. В средней и южной тайге в богатых и влажных местообитаниях травяных ельников у герани оказывается много конкурентов, с которыми она вынуждена делить место в травяном ярусе. Более высокие виды, прежде всего *Aconitum septentrionale*, оказываются более сильными конкурентами по отношению к герани.

В широко распространенной в горах Центральной Европы асс. Bazzanio-Piceetum Oberd. 1950 (Mastgobryo-Piceetum Br.-Bl. 1939), которая в целом представляет собой слабо заболоченные ельники, в моховом ярусе преобладают *Bazzania trilobata* (L.) Gray и *Sphagnum girgensohnii*. В травяном ярусе обычно доминируют *Vaccinium myrtillus* и константны *Avenella flexuosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis villosa* (Chaix) J. F. Gmel. Эта ассоциация встречается на высотах 700—1000 м при высоком уровне грунтовых вод. Она в какой-то степени соответствует чернично-сфагновому ельнику Восточной Европы.

F. Kubiček и A. Jurko (1975) приводят одно описание этой ассоциации из Словакии, в травяном ярусе которой встречаются *Equisetum sylvaticum*, *E. palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *Filipendula ulmaria*, *Crepis paludosa*, *Galium palustre*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Viola palustris*, а сплошной моховой покров слагают *Rhytidiadelphus calvescens* (Kindb.) Broth., *R. triquetrus*, *Lepidosia reptans* (L.) Dum., *Mnium undulatum* (L.) Hedw., *M. punctatum*, *Sphagnum girgensohnii*. Это сообщество сильно отличается от всех других данной ассоциации, приводимых в литературе (Braun-Blanquet et al., 1939; J. Bartsch, M. Bartsch, 1940; Lippert, 1966; Jirasek, 1996; Zupančič, 1999; Neuhäuslova, 2001; Nehäuslova, Eltsova, 2002). Это описание из работы Kubiček и Jurko весьма похоже на наш таволговый ельник, который никак нельзя отнести к Bazzanio-Piceetum. Такие леса с обильным проточным увлажнением европейские геоботаники относят к союзу Alno-Padion класса Querco-Fagetea, но из-за почти полного отсутствия неморальных видов в древесном и травяном ярусах асс. Filipendulo-Piceetum поместить в этот союз не представляется возможным.

Ничего похожего на эту ассоциацию нет в сводке K. Dierßen (1996) по растительности Северной Европы. L. Pählsson (1994) приводит широко распространенный в Фенноскандии тип Picea abies-Geranium sylvaticum-Aconitum lycoctonum, который соответствует Melico-Piceetum aconitosum Kielland-Lund (1981). В этом типе доминантами являются *Aconitum septentrionale*, *Cicerbita alpina* (L.) Wallr., *Geranium sylvaticum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella* и встречаются *Crepis paludosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Viola epipsila*. Этот тип приурочен к карбонатным бурым почвам. Его можно считать географически замещающим как ельник таволговый, так и ельник аконитовый.

При классификации мелколиственных лесов Северо-Запада (Василевич, 2000) во влажнотравном цикле ассоциаций были выделены три ассоциации березняков: березняк влажнотравный, березняк серовейниковый и березняк таволговый. Все эти три ассоциации по условиям экотопа соответствуют ельнику таволговому. Осинники этого цикла представлены осинником таволговым и осинником серовейниковым, а сероольшатники только сероольшатником влажнотравным. Во всех ассоциациях этого цикла довольно постоянны следующие виды: *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Athyrium filix-femina*, *Deschampsia cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus repens*, *Lysimachia vulgaris*. В ельнике таволговом бóльшая часть этих видов встречается постоянно, но *Deschampsia cespitosa* и *Lysimachia vulgaris*

становятся гораздо менее постоянными. Это не очень существенные отличия, для того чтобы не включать ельник таволговый в этот цикл.

Ассоциация осинник аконитовый была включена в неморальнотравный цикл, хотя она отличается от других ассоциаций этого цикла меньшим участием в травяном ярусе неморальных травянистых видов. Ее видовой состав и постоянство основных видов довольно точно соответствуют ельнику аконитовому.

Таким образом, в группе травяных ельников выделены три ассоциации. Все они приурочены к местообитаниям с переменным увлажнением, свойственным долинам речек и ручьев, а также понижениям между холмами и долинам стока. Эти ассоциации отличаются присутствием группы видов гигромезофитов, характеризующих обильное проточное увлажнение. В травяные ельники не были включены ассоциации с господством мезофильных травянистых видов (вейника лесного, папоротника женского, костяники и т. п.).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврорин Н. А., Качурин М. Х., Коровкин А. А. Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольская. 1936. Вып. 11. С. 3—95.

Андреев В. Н. Лесная растительность Южного Тимана // Тр. Полярного комитета АН СССР. 1935. Вып. 24. С. 7—64.

Архипов С. С. Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. М., 1932. 71 с.

Бойко А. В., Сидорович Е. А., Моисеева А. Б. Экспериментальные исследования природных комплексов Березинского заповедника. Минск, 1975. 376 с.

Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Виликайнен М. И. О флоре еловых лесов Карелии // Тр. Карельск. филиала АН СССР. 1957. Вып. 7. С. 5—14.

Гаврилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. ин-та леса. 1962. С. 5—118.

Говорухин В. С., Мильков Ф. Н. Леса восточной части Великолукской области // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. 1951. Т. 17. С. 193—218.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск, 1950. 55 с.

Игошина К. Н. Растительность северной части Верхне-Камского округа Уральской области // Тр. биол. ин-та Перм. ун-та. 1930. Т. 3. Вып. 2. С. 73—176.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН. Сер. 3. 1964. Вып. 16. С. 83—230.

Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л., 1985. 216 с.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦДОС // Тр. по лесному опытному делу. 1928. Вып. 5. 158 с.

Коновалов Н. А., Поварницын В. А. Лесные ассоциации Баковского лесничества Бакопытлесхоза Нижегородского края // Природа и хозяйство уч.-опытной лесной Лен. лесотехн. акад. 1931. Вып. 2. С. 252—303.

Коровкин А. А. Геоботанический очерк Хибинского массива // Изв. ГГО. 1934. Т. 66. Вып. 6. С. 787—825.

Корчагин А. А. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 287—327.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1940. Вып. 2. 415 с.

Корчагин А. А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. 1956. Вып. 11. С. 111—239.

Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвинского заповедника. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 354 с.
Леонтьев А. М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 81—222.
Мартыненко В. А. Еловые леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 134—163.
Мустафин Л. А. Типы леса и лесовозобновление в УАССР. Ижевск, 1938. С. 84.
Невский М. Л. Растительность Калининской области // Природа и хозяйство Калининской обл. Калинин, 1960. С. 287—389.
Нешатаева В. Ю., Демьянов В. А. Лесная растительность Полярного Урала в верхнем течении реки Собь // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 90—109.
Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 2. С. 5—16.
Орлов П. А. Некоторые данные о лесах Знаменского района Орловской области // Уч. зап. Орловск. пед. ин-та. 1956. Т. 10. С. 191—205.
Поварницын В. А. Типы лесов сибирской ели СССР // Научн. тр. Укр. Сельхоз. акад. 1963. Т. 31. Вып. 10. С. 88—97.
Полянская О. С., Корнилов М. Ф., Трутнев А. Г. Почвенно-геоботанические исследования на территории Крестецкого района Ленинградской области // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 492—581.
Пьявченко Н. И. Опыт классификации заболоченных лесов // Ак. В. Н. Сукачеву к 75-летию. М.; Л., 1956. С. 463—480.
Рутковский В. И. Типы лесов Кемского края Карельской АССР // Тр. ин-та по изучению леса. 1933. Т. 1. С. 1—97.
Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М., 2002. 335 с.
Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л., 1972. 172 с.
Савельева Л. И. Типы хвойных лесов Подмосковья // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М., 2000. С. 33—66.
Самбук Ф. В. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журн. Русск. бот. об-ва. 1927. Т. 12. № 1—2. С. 33—55.
Смирнова А. Д. К вопросу о структуре еловых лесов Приветлужья // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1936. Вып. 5. С. 119—134.
Смирнова А. Д. Типы еловых лесов Крайнего Севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.
Смирнова А. Д. Типы еловых лесов Крайнего Севера Кировской области. II // Уч. зап. Горьковск. ун-та. 1954. Вып. 25. С. 191—226.
Соколов С. Я. Типы леса Шуерецко-Сорокской дачи Сорокского лесничества // Лесоведение и лесоводство. 1926. № 2. С. 63—82.
Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза // Прир. и хоз. учебных леспромхозов Лесотехн. акад. 1931. Вып. 2. С. 115—251.
Соколова Л. А. Отчет по экспедиции Ботанического сада АН СССР в Боровичский и Череповецкий округа летом 1930 г. // Изв. Главн. бот. сада. 1931. Т. 30. № 5—6. С. 673—702.
Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 9—81.
Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Бот. музея АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1—78.
Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л., 1931. 325 с.
Усков С. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.
Цинзерлинг Ю. Д. Новые данные о распространении некоторых видов сибирского происхождения в Ленинградской губернии // Изв. Главн. бот. сада. 1925. Т. 24. С. 1—7.
Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. геоморфол. инст. 1932. Вып. 4. 377 с.
Чертовской В. Г., Волосевич И. В. Основные типы сосновых и еловых северотаежных лесов // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М., 1967. С. 23—35.
Шиманюк А. П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л., 1931. 104 с.
Юдин Ю. П. Основные группы типов лесов Коми АССР // Тр. Коми филиала АН СССР. 1953. Вып. 1. С. 15—29.
Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. 75 с.
Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 1971. 351 с.
Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф., Гельтман В. С. Леса Белорусского Полесья. Минск, 1977. 288 с.
Bartsch J., Bartsch M. Vegetationskunde des Schwarzwaldes // Pflanzensoziologie. Jena, 1940. Bd 4. 229 s.
Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J. Klasse der Vaccinio-Piceetea // Prodr. der Pflanzengesellsch. 1939. Bd 6. 123 s.
Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart, 1996. 838 s.

Jirasek J. Spoečenstva přirozenych smrčin Česke republiky // Preslia, 1996. Vol. 67. N 3—4. S. 225—259.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Bd 9. N 1—2. S. 53—250.

Kubiček F., Jurko A. Waldgesellschaften des östlichen Orava-Gebietes // Biol. Prace. 1975. Bd 21. N 3. S. 85—128.

Lippert W. Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes Berchtesgaden // Ber. Bayer. Bot. Gesellsch. 1966. Bd 39. S. 67—122.

Neuhäuslova Z. Potential natural vegetation of the Czech Republic // Braun-Blanquetia. 2001. 80 p.

Nehäuslova Z., Eltsova V. The Bazzanio-Piceetum in the Bohemian Forest (Šumava Mts.), Czech republic // Feddes repertor. 2002. Vol. 113. N 5—6. P. 367—379.

Pählsson L. Vegetationstyper i Norden. Stockholm, 1994. 627 p.

Rühl A. Geobotanische Untersuchungen in den Wäldern des südwestlichen und nordöstlichen Eesti // Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis, 1936. Bd 5. S. 1—91.

Zupančič M. Spruce forests in Slovenia // Razr. za narovosl. vede. 1999. Vol. 36. 212 p.

SUMMARY

Three associations were distinguished within the association group of herb spruce forests: Filipendulo-Piceetum, Aconito-Piceetum and Geranio-Piceetum. These associations have a group of hygrophyllous species in the herb layer. They occupy habitats with rich and moist soils. Filipendulo-Piceetum prefers more wet soils while Aconito-Piceetum prefers more mesophyllous soils. Both associations are distributed all over the geographical range of spruce forests in European Russia. Geranio-Piceetum replaces them in the northern boreal zone. Each association has a group of differential species with a definite ecology. The herb spruce forests are absent in the classification system of spruce forests in Central Europe and Fennoscandia. Ass. Bazzanio-Piceetum and Melico-Piceetum aconitosum are only partly analogous to them.

УДК 581.52 : 631.416

© Б. А. Юрцев, Н. В. Алексеева-Попова, И. В. Дроздова, М. Н. Катаева

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПОЧВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА В КОНТРАСТНЫХ ГЕОХИМИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ. 1. КАЛЬЦЕФИТНЫЕ И АЦИДОФИТНЫЕ СООБЩЕСТВА

B. A. YURTSEV, N. V. ALEXEEVA-POPOVA, I. V. DROZDOVA, M. N. KATAEVA.
THE CHARACTERISTICS OF THE VEGETATION AND THE SOILS IN THE POLAR URALS UNDER CONTRAST GEOCHEMICAL CONDITIONS. 1. CALCIPHYTIC AND ACIDOPHYTIC COMMUNITIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.08.2003

Дан обзор дифференциации флоры и растительности Полярного Урала на карбонатных и кислых горных породах в бассейнах рек Б. Пайпудына и Собь. Выделены группы облигатных и факультативных кальцефитов. Почвы в основных группах экотопов охарактеризованы по составу почвенного поглощающего комплекса и физико-химическим показателям. Сделано заключение, что геогенные факторы (основность субстрата и уровень Са) наряду с климатогенными являются важными дополнительными параметрами, определяющими набор видов и структуру сообществ. Выпадение многих олиготрофных тундровых видов и снижение активности таких зональных видов, как *Betula nana* и *Carex arctisibirica* на карбонатных породах подтверждают мнение об экстремальности этих экотопов для видов гипоарктических тундр.

Ключевые слова: флора, растительность, кальцефиты, обменные катионы, кислотность почвы.

Урал, в том числе его самая северная часть, именуемая Полярным Уралом, — древняя горная страна, уникальный природный полигон для изучения адаптаций растительного покрова к контрастным геохимическим ситуациям. Здесь хорошо представлены кислые (осадочные метаморфические и магматические) и карбонатные горные породы, а также ультраосновные породы. Последние занимают едва ли не максимальные площади в масштабе земного шара.

Геохимическая специализация растительных комплексов Севера изучалась ранее сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера и сравнительной экологии БИН РАН на Восточной Чукотке на известняках и кислых горных породах, а также на ультраосновных и кислых массивах Южной Чукотки и Полярного Урала (Алексеева-Попова, Дроздова, 1994; Алексеева-Попова и др., 1994; Алексеева-Попова, Дроздова, 1996; Дроздова, Юрцев. 1995; Игошина и др., 1996; Юрцев и др., 2001, и др.).

Цикл комплексных исследований проводили с целью выявления своеобразия растительности Полярного Урала на карбонатных и ультраосновных горных породах в бассейнах рек Б. Пайпудына, Собь, Макар-Рузь, в районе оз. Верхняя Хойла в плане сравнения с зональной растительностью на кислых горных породах. Публикацию результатов мы начинаем с почвенно-геоботанической характеристики

кальцефитной и ацидофитной растительности, что позволит более разносторонне показать в последующих публикациях своеобразие растительности на ультраосновных горных породах.

Локальные и парциальные флоры и растительность Полярного Урала изучались в двух пунктах: 1) окрестности пос. Полярный (110 км ж.-д. трассы Воркута—Лабытнанги); 2) окрестности бывшего пос. геологов Мраморный, в 25 км к северу от пос. Полярный, на правобережье р. Б. Пайпудына, вблизи подножия восточного склона Б. Пайпудынского хр.

Пос. Полярный расположен у северного борта сквозной (западно-восточной) долины, включающей верхние течения рек Елец и Собь с террасоувалами. Второй участок в основном захватывает расширение горной долины р. Б. Пайпудына с серией террасоувалов, более открытых северным ветрам.

Важнейшие черты климата Полярного Урала формируются под влиянием особенностей радиационного режима высоких широт, довольно интенсивной циклонической деятельности, большой расчлененности рельефа при меридиональной вытянутости хребтов, близости к Северному Ледовитому океану. Суммарная радиация составляет 70 ккал/см^2 при близкой величине поглощенной радиации 40—50 ккал/см^2 в год, что обусловлено высоким альбедо из-за большой продолжительности залегания снежного покрова. Северные и северо-восточные ветры преобладают летом на данной территории (Шварева, 1962).

Места и объекты исследования выбирались с учетом данных геологической литературы и консультаций с сотрудниками ВСЕГЕИ и геологической экспедиции с базой в пос. Полярный, всем им авторы выражают благодарность. В составе коренных пород, обнажающихся на вершинах, склонах гор и террас, преобладают метаморфизированные осадочные породы нижнего и среднего палеозоя, перекрытые ледниковыми, флювиогляциальными и речными отложениями. В окрестностях пос. Мраморного обширны выходы карбонатных горных пород (мраморы, известняки), слагающие невысокие террасоувалы. Карбонатные отложения долины р. Б. Пайпудына имеют возраст от среднего ордовика до карбона. В среднем течении и низовьях ее правого притока — ручья Развильного — обнажаются белые массивные мраморизированные известняки с фауной нижнедевонского возраста (Шадрин, Островский, 1978). Большие площади занимают в районах исследования также выходы метаморфизированных терригенных пород среднего и кислого состава: в числе первых — фельзиты, хлоритизированные сланцы, в числе вторых (слагающих более высокие гребни, в том числе Б. Пайпудынский хр.) — более устойчивые к выветриванию метаморфизированные песчаники, алевролиты, глинистые сланцы, доминирующие в окрестностях пос. Полярный (Грязнов и др., 1986).

Материал и методы

В ходе полевых исследований изучались распределение и группировка растений в сообществах в зависимости от литологических разностей и приуроченности к элементам геохимических ландшафтов (последние определяются положением местообитаний и сообществ в системе стока). Составлялись аннотированные списки локальных флор пунктов исследования и стандартные геоботанические описания сообществ, а также аннотированные списки парциальных флор мезоэкотопов (урочищ) (Юрцев, 1987а, б; Юрцев и др., 1994); собирался гербарий. Одновременно брали образцы почв и растений для анализа содержания макро- и микроэлементов. В 1997 и особенно 1998 гг. образцы брали с разных позиций катены. Всего взято бо-

лее 300 образцов растений и 76 образцов почв, составлено 57 списков парциальных флор (ПФ) экотопов и 49 геоботанических описаний.

В местах наиболее типичных сообществ делали прикопки почвы из гумусово-аккумулятивных горизонтов — на глубину 0(2)—10 см, из минеральных горизонтов — на глубину 10—20 см. Образцы высушивали до воздушно-сухого веса, просеивали через сито диаметром 1 мм. Определяли актуальную и потенциальную кислотность, потерю при прокаливании в течение 12 ч при 450 °С, содержание обменных форм Ca, K, Mg, подвижных форм Fe, Mn, Zn, Cu (Воробьева и др., 1980; Allen et al., 1974). Измерения проводили в двух повторностях. Содержание химических элементов определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре «Квант-АФА». Относительные отклонения повторных измерений не превышали 5 %, измерений pH — 1.5 %. Содержания элементов рассчитаны на высушенную при 105 °С почву.

Результаты и их обсуждение

В условиях более или менее однородного климата был прослежен ряд из трех ситуаций: 1) доминирование известняков на основных местоположениях; 2) кислые породы; 3) породы среднего состава.

Рассматривались также и промежуточные ситуации. Так, например, на кислых породах на транзитно-аккумулятивных позициях, где имеет место насос аллохтонного карбонатного или ультраосновного материала, развиты эвтрофные комплексы видов. На слабокарбонатных породах среднего состава на элювиальных и трансэлювиальных позициях вследствие интенсивного выноса оснований формируются слабокислые почвы, сходные с таковыми на кислых породах, но флористически обогащенные, а на трансаккумулятивных позициях — эвтрофные комплексы с участием собственно кальцефитов. Основные типы экотопов, в которых проводились комплексные исследования растительности и почв, были сгруппированы следующим образом.

Карбонатные горные породы:

I — Элювиальные позиции (ручьи Развильный и Дьявольский).

II — Луговинные тундры (в том числе гемихионофитные) южных склонов на останцовых грядах (руч. Развильный).

III — Дренированные участки склонов, местами с куртинами ерника (ручьи Развильный и Дьявольский).

IV — Транзитно-аккумулятивные позиции, южное подножие и шлейф с ерником (руч. Развильный).

Кислые горные породы:

V — Элювиальные позиции, олиготрофные низкорослые гипоарктические кустарники и кустарнички (руч. Развильный, пос. Полярный). Хорошо развиты синузии кустистых лишайников.

VI — Ерники горных склонов, большей частью гемихионофитные (руч. Развильный, пос. Полярный).

VII — Транзитно-аккумулятивные позиции, обогащение за счет выноса с карбонатных пород, эвтрофные ивняки с преобладанием *Salix lanata* (руч. Развильный).

Породы среднего состава:

VIII — Элювиальные и трансэлювиальные позиции, травяно-кустарничковые сообщества и эвтрофные комплексы видов (район руч. Развильного).

Биоклиматическая зональность района исследований представляет лесотундровый экотон, осложненный макро-мозаичностью в условиях низин — до среднегорного рельефа. Западнее горных цепей Полярного Урала к Северу выдвигается березово-еловая (*Picea obovata*) лесотундра, к востоку — березово-лиственничная (*Larix sibirica*).[1] В широтно ориентированной тектонической долине верховий рек Елец и Собь (кроме ее западной части) распространена березово-лиственничная лесотундра западно-сибирского типа, и такая же лесотундра — в закрытой глубокой части долины р. Б. Пайпудына. Возможно, южная часть Полярного Урала, традиционно относимая к Арктике, заслуживает исключения из Арктической флористической области (как и субарктические части меридиональных горных цепей Верхоянского хр. вместе с субарктическими высокогорьями Скандинавии, Путорана, Камчатки, составляющими субарктическую часть Метаарктики (Юрцев, 1977).

Распределение деревьев и кустарников является фактором, определяющим структуру ландшафта. Выпадение класса жизненных форм «деревья» — индикатор климатогенной экстремальности во всех зонах, начиная от экватора (при благоприятном балансе тепла и влаги лесной характер растительности сохраняется — сменяются лишь таксоны деревьев). В тундровой зоне по мере уменьшения количества летнего тепла происходит снижение класса — размера деревянистых растений — в первую очередь по высоте, от которой зависит мощность витасферы, толщина «пленки жизни» и прежде всего жесткий каркас надземной части фитоценозов.

В анклаве южной лесотундры в долине р. Б. Пайпудына под редколесьем занято около 1/2 нижнего высотного пояса, преобладает *Larix sibirica*, на втором месте — *Betula tortuosa*. Северный борт сквозной долины Ельца—Соби в районе пос. Полярный представляет ландшафт северной лесотундры: сообщества деревьев — небольшие группы, реже рощицы, высотой 3—5 м, с кривыми, сбежистыми стволами; общая облесенная площадь < 1/10. В южнотундровой локальной флоре пос. Полярный древесные рощицы лиственницы и березы отсутствуют, хотя как виды они отмечены; по-видимому чаще, чем *Betula tortuosa*, встречается ее гибрид с *Betula nana* (кустарник облика *Betula middendorfii*), который часто прячется в расселинах останцовых скал. *Salix dasyclados* нередко образует рощицы до 5 м высотой не только в пойме р. Б. Пайпудына и ее правых притоков (ручьев Развильный и Дьявольский), но и вдоль неглубоких водотоков.

В отличие от деревьев виды кустарников доминируют в ландшафте северной лесотундры (Полярный) и южной тундры (Мраморный), разумеется в нижнем подпоясе, покрывая в своей совокупности не менее половины площади обоих участков. Набор их более ограничен, чем таковой кустарничков и трав. Поэтому разнообразие экотопов слабее отображается мозаикой сообществ кустарников: из них лишь немногие являются доминантами — эдификаторами. Таков мезотрофный (азотфиксирующий) аркто-бореально-монтанный вид *Alnus fruticosa* (подрод *Alnobetula* = род *Duschekia*), олиготрофный гипоарктический вид *Betula nana*, эвтрофный гипоаркто-монтанный вид *Salix lanata* subsp. *lanata*: все три названные таксона — члены почти циркумполярных рядов рас, нередко трактуемых как политипические виды с подвидами: евразиатско-западноамериканский *A. fruticosa*, гренландско-западноевразиатский *B. nana*, западноевразиатский *S. lanata* subsp. *la-*

[1] Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

nata. Рослая форма *Juniperus sibirica* (переходная к *J. communis* s. l.) образует характерные заросли на сухих гребнях известняковых останцовых холмов, но также перегибов высоких террас: спутником ее обычно является низкий кустарник *Spiraea media*, ксеромезофильные виды злаков и разнотравья (*Dianthus repens*, *D. superbus*, *Saxifraga spinulosa* и др.). Прочие виды кустарников малообильны и являются спутниками одного из названных видов: *Salix glauca* и *S. pulchra* чаще сопутствуют ернику; *S. hastata*, *S. lanata* и/или *Alnus fruticosa* — рощицам *Betula tortuosa*, *Salix dasyclados*; гемипростратный кустарник *S. recurvigemmis* обычен в травяно-простратнокустарниковых кальцефитных сухих (гр. I) и среднеувлажненных (гр. II) тундрах.

Отсутствие яруса кустарников — свидетельство экстремальных условий на внутриландшафтном уровне. Факторами экстремальности (по отдельности или в сочетании) являются: 1) обдуваемость и малоснежность выпуклых местоположений, часто сочетающаяся со скелетностью субстрата; 2) избыточное накопление снега зимой на отрицательных формах рельефа вследствие перераспределения снега зимними ветрами; 3) нестабильность субстрата в пойме или на крутых осыпающихся склонах; 4) постоянная избыточность увлажнения (вплоть до существования стариц).

Индикаторами экологических режимов на некустарниковых экотопах могут служить виды травяно-кустарничковых (30 см высоты) и мохово-лишайниковых синузий, чувствительных к основности субстрата. Доминирующей формацией на высоких террасах как в окрестностях пос. Полярный, так и на смешанном древнем аллювии близ пос. Мраморный, а также на незалесенных участках шлейфотеррасы правобережья р. Б. Пайпудына, в анклаве южной лесотундры являются ерники *Betula nana*. На песчано- и суглинисто-галечных отложениях в наземном покрове доминируют таежные мхи (особенно *Pleurozium schreberi*); из кустарников — в примеси *Salix glauca* и *S. pulchra*. В травяно-кустарничковом ярусе с невысоким обилием *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Empetrum hermaphroditum*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Pyrola grandiflora*; злаки — *Festuca ovina*, *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis lapponica*; осоки — *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *C. arctisibirica*, *C. sabynensis*; разнотравье — *Pedicularis labradorica*, *P. lapponica*, *Polygonum viviparum*.

Ерники горных склонов в обоих пунктах сходны и относятся, скорее, к мезотрофному типу (как и ольховники), хотя и на склонах там можно встретить гипоаркто-кустарничковые ерники с немногочисленными спутниками из трав и кустарничков. Более характерны на каменистых склонах черничные ерники (гр. VI) с *Lerchenfeldia flexuosa*, *Trientalis europaea*, *Calamagrostis lapponica*, *C. purpurea*, *Lycopodium alpinum*, *Rubus arcticus*, иногда — *Pyrola minor*; из нижнего яруса характерны также *Juncus trifidus*, *Pleurozium schreberi*, виды *Cladina*. Этот комплекс видов также характерен для ольховников и особенно богато представлен на более многоснежных участках ерников — по периферии крупных снежников: здесь обильны *Harrimanella hypnoides*, *Phyllodoce caerulea*, *Gnaphalium supinum*, *Hieracium alpinum*. Олиготрофные ерники и ернички (гр. V) (последние с высотой яруса кустарников не более 30 см) обычны на высоких плато и вершинах увалов, окраинах террас. Кроме доминирующего низкорослого ерника (с примесью *Salix glauca*) обычны такие гипоарктические кустарнички, как мелколистные расы брусники и голубики, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*. Из трав встречаются нередко *Hierochloë alpina*, *Festuca ovina* s. l., *Calamagrostis lapponica*, *Luzula confusa*, *Carex arctisibirica* (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*) (рыхлые куртины), *Pedicularis labradorica*, *Minuartia macrocarpa*. В отличие от *Betula exilis* Берингий-

ского сектора *B. nana*, скорее всего, факультативно олиготрофна и способна на определенной стадии сукцессионно селиться на известняке — в лучше увлажненных депрессиях, подножиях склонов — вместе с другими гипоарктическими кустарничками. Аналогичную картину можно наблюдать, например, в Северной Норвегии, близ города Тромсё. Приуроченность *B. nana* и других олиготрофных гипоарктиков к микропонижениям не случайна: она связана с образованием здесь органогенных «подушек», изолирующих корни растений-микотрофов от минеральных горизонтов карбонатных почв.

Южное подножие и шлейф известнякового холма в среднем течении ручья Развильного на стыке с пойменным высокотравным ивняком *Salix lanata* заняты разнотравно-осочково-ивково-дриадовой тундрой с куртинами *Betula nana* в западинах (гр. IV). В низких куртинах ерника обильны *Equisetum pratense*, *Juniperus sibirica*, *Pyrola grandiflora*, *Salix hastata*, *Polygonum viviparum*, *Senecio integrifolius*, *Galium boreale*, *Solidago lapponica* и др. На приподнятых, лучше дренированных участках из кустарничков (гр. III) обычны эвтрофные виды *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Salix reticulata*, стелющаяся лиана *Atragene sibirica*. Из сосудистых споровых представлены *Equisetum variegatum*, *Selaginella selaginoides*; из злаков — *Festuca ovina* s. l., *F. rubra*, *Poa alpina*, *P. pratensis*, *P. alpigena*, *Anthoxanthum alpinum*, *Bromus pumpellianus* subsp. *vogulicus*; из осок — *Carex rupestris*, *C. sabynensis*, *C. redowskiana*, *C. fuscidula*, *C. vaginata* subsp. *quasivaginata*; из разнотравья — *Tofieldia pusilla*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Gastrolichnis apetala*, *Potentilla crantzii*, *Pachypleurum alpinum*, *Saxifraga oppositifolia* s. str., *Rumex acetosa* subsp. *lapponica*, *Trollius apertus*, *Astragulus alpinus* subsp. *arcticus*, *Minuartia stricta*, *Senecio residifolius*, *Pedicularis amoena*, *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Achillea millefolium*, *Eritrichium villosum* s. str., *Pedicularis oederi*, *Lagotis minor*, *Pinguicula alpina*, *Saussurea alpina* и др. (всего 52 вида сосудистых растений).

На окраине высокой цокольной террасы, сложенной палеозойскими фельзитами (среднего состава), на фоне смешанной травяно-кустарничковой тундры описаны эвтрофные луговинные ерники (гр. VIII), окаймляющие ложбину стока, занятую высокотравными эвтрофными ивняками с господством *Salix lanata*. Высота кустов *Betula nana* — 40—50 см, сомкнутость крон — 0.65; в примеси *Salix glauca*, *S. hastata*, *S. reticulata*, *Veratrum lobelianum*, *Delphinium elatum*, *Angelica decurrens*. Преобладают виды среднетравья *Poa sibirica*, *P. alpina*, *P. arctica*, *Carex redowskiana*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Polemonium acutiflorum*, *Taraxacum croceum*, *Ranunculus monophyllus* s. l., *R. glabriusculus*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Polygonum bistorta*, *Valeriana capitata*, *Geranium albiflorum* и др. Для эвтрофных кустарничково-среднетравных ивняков характерно также присутствие других кустарничков, например *Vaccinium uliginosum* s. str., *Empertrum hermaphroditum*, *Linnaea borealis*; видов тенетравья: *Adoxa moschatellina*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europaea*; также *Sanguisorba officinalis*, *Chrysosplenium alternifolium* subsp. *sibiricum*, *Trollius apertus*, *Galium boreale*, *Equisetum silvaticum*, *Cardamine pratensis*, *C. macrophylla* и др. Для типичных эвтрофных ивняков (гр. VII) с господством *Salix lanata* (высотой до 2—2.5 м), занимающих днища ложбин стока, подножия склонов, пойменные террасы с наиболее плодородными почвами, характерен более или менее сомкнутый ярус относительного (по арктическим масштабам) высокотравья, местами образующего поляны в логах и без яруса кустарников. Здесь обычны *Aconitum septentrionale*, *Nardosmia frigida*, *Delphinium elatum*, *Angelica decurrens*, *Anthriscus sylvestris* subsp. *aemula*, *Thalictrum minus* subsp. *kemense*, *Veratrum lobelianum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Sanguisorba officinalis*, рослая *Polemonium acutiflorum*,

Cirsium helenioides, *Geranium albiflorum*. Виды тенетравья также присутствуют в виде обособленной синузии. В долине р. Соби к ярусу высоких трав добавляются *Veronica longifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*. Ярус высокотравья мало специфичен в карбонатных и некарбонатных ландшафтах; строгие кальцефиты в нем отсутствуют. Есть, однако, специфика у высокотравья на кислых породах: например, разрастание корневищного злака *Calamagrostis purpurea* (включая subsp. *langsdorffii*), его обычным спутником является *Rubus arcticus*, характерен также *Rumex acetosa* subsp. *lapponica*.

При сравнении флористического состава травяно-кустарничковых и травянистых сообществ на карбонатных, средних и кислых породах наиболее специфичен состав парциальных флор элювиальных и трансэлювиальных позиций на карбонатных породах: даже интенсивное их выщелачивание не может устранить основность субстрата, что резко выделяет их в условиях холодного гумидного климата. На породах средней основности интенсивный вынос оснований на выпуклых местоположениях способен создать здесь кислую обстановку с умеренно низким pH — сходный с кислыми породами набор видов — хотя чаще набор видов остается все же богаче и содержит отдельные эвтрофные элементы (гр. VIII). Тогда как на слабо вогнутых участках плато и вершин, а также в расширениях горных плато и высоких террас развита флористически богатая эвтрофная травяно-простратно-кустарничковая растительность, включающая (особенно на локальных повышениях) и типично кальцефитные виды, например *Saxifraga oppositifolia, Rhodiola quadrifida, Carex glacialis* и др. Видовое разнообразие таких сообществ велико и кроме кальцефитов включает многие эвтрофные виды, такие как основные доминанты *Dryas octopetala* subsp. *subincisa, Salix reticulata, S. recurvigemmis, Tofieldia pusilla, T. coccinea, Carex glacialis, C. rupestris, C. sabynensis, C. redowskiana, C. fuscidula, C. capillaris, C. vaginata* subsp. *quasivaginata, Pedicularis oederi, P. amoena, P. dasyantha, Lagotis minor, Minuartia rubella, M. stricta, Saxifraga oppositifolia* subsp. *oppositifolia, S. cernua, S. hieracifolia, Eritrichium villosum, Myosotis asiatica, Silene acaulis, S. paucifolia, Gastrolychnis apetala, Lloydia serotina* и многие др. Сходная растительность встречается и на карбонатных породах при хорошем увлажнении.

На метаморфических осадочных породах среднего состава (ордовик) на выпуклых обдуваемых окраинах плато вершин или горных террас (гр. VIII) эти виды отсутствуют. На поверхности с пятнистой или куртинной растительностью здесь произрастают гипоарктические олиготрофные кустарнички (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) с комплексом хионофобных мхов и лишайников, а также следующие характерные виды сосудистых растений: *Minuartia macrocarpa*, *Salix nummularia*, иногда *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Luzula confusa*, *Carex arctisibirica*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga spinulosa*, *Hierochloë alpine*, *Festuca ovina*. Очень сходный набор видов можно встретить и на обдуваемых вершинах и окраинах террас в окрестностях пос. Полярный.

Останцовые холмы высотой в несколько десятков метров нередко увенчаны скальной макушкой с характерной криоксерофитной флорой: *Saxifraga spinulosa*, *S. caespitosa*, *S. nivalis*, *Saxifraga oppositifolia* subsp. *oppositifolia*, *Draba hirta*, *D. fladnizensis*, *Minuartia rubella*, *Gastrolychnis apetala*, *Thymus paucifolius*, *Festuca ovina*, *Poa glauca*.

Растительность с доминированием или содоминированием мезоморфных, ксеромезоморфных (отчасти также гигромезоморфных) трав приурочена к нивальным (макро- и мегахионным) экотопам, а также к активной пойме; повышенное разнообразие трав отмечается также на заросших грунтовых вездеходных дорогах —

в окрестностях мраморных карьеров, а из уже упоминавшихся экотопов — на активных ложбинах стока (особенно в высокотравных ивняках) и на карбонатных кустарниковых шлейфах. Доминируют гигрофильные, гидрофильные, прибрежно-водные и земноводные травы на болотных и водных экотопах (в реках, старицах, в непойменных озерах). Однако на рассматриваемой территории эти экотопы хотя и довольно разнообразны, но играют скромную роль. Набор и видовой состав их будет рассмотрен в статье, посвященной характеристике локальных флор. Характеристика разнообразной пойменной растительности, развитой на аллохтонном аллювии смешанного состава, частично транспортируемого р. Собь с ультраосновного массива Рай-Из, будет рассмотрена в следующих публикациях данной серии.

В районе исследования настоящие поздностаивающие снежники образуют незначительные вкрапления в ландшафт, по крайней мере, в нижних подпоясах. Дифференциация растительных комплексов гемихионофитов в зависимости от основности субстрата выражена вполне определенно. Так, для выходов средних (пос. Мраморный) и кислых (пос. Полярный) горных пород (транзитные элементарные геохимические ландшафты) характерен луговинный комплекс гемихионофитов и хионофитов со значительным участием амфиатлантических и амфиокеанических ацидофильных видов, в их числе «стланнички» *Harrimanella hypnoides*, *Phyllodoce caerulea*, редкая здесь *Loiseleuria procumbens*, *Sibbaldia procumbens*, многолетние травы *Gnaphalium supinum*, *G. norvegicum*, *Hieracium alpinum* s. l., *Juncus trifidus*, *Arabis alpina*, *Lycopodium alpinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Trientalis europaea* — таежные виды, отступающие от побережья в континентальных районах Евразии; характерна пара видов *Calamagrostis purpurea* s. l. — *Rubus arcticus*, избегающих выходов известняков. Такие виды, как *Salix herbacea* (океанические ацидофиты-хионофиты) не доходят до Урала. Таким образом, здесь представлены луговинные тундры, луговины и луга.

Более широкой амплитудой pH отличаются такие океанические виды, как *Potentilla crantzii* (амфиатлантический) и *Epilobium alpinum* (амфиокеанический), которые вместе со сходно распространенными видами злаков (*Alopecurus pratensis* subsp. *subalpestre*, *Phleum commutatum*, *Anthoxanthum alpinum*) обычны на гемихионофитных лужайках, как ацидофитных, так и кальцефитных. Последние отличаются значительно большим флористическим богатством при отсутствии названного выше ацидофитного комплекса океанических видов.

На останцовых известняковых грядах и холмах в долине ручья Развильного и его притоков луговинные тундры (гр. II) занимают крутые южные склоны — целиком или на 2/3 — на узких гребнях можно видеть густой кустарник *Juniperus sibirica* и *Spiraea media* (с *Salix glauca*, *Betula exilis* и *B. nana*). В верхней части южных склонов обычно отмечается мезоморфная разнотравно-ивково-дриадовая тундра (*Salix reticulata*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*), иногда с *D. punctata*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, среди разнотравья преобладают эвтрофные низкорослые 5—15 см выс. тундровые виды, такие как *Tofieldia*, *Lloydia serotina*, *Pinguicula alpina*, *Pedicularis oederi*, *P. dasyantha*, *Oxytropis sordida* s. str., *Senecio resedifolius*; ниже в вогнутых частях склонов можно встретить группировки более рослых трав, таких как *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum minus* subsp. *kemense*, *Angelica decurrens*, изредка в травостое встречаются *Selaginella selaginoides*, *Poa sibirica*, *Carex sabynensis*, *C. capillaris*, виды *Potentilla*. Интересно присутствие помимо *Potentilla crantzii* родственного азиатского таксона *P. gelida* subsp. *boreo-asiatica*, а также *P. stipularis*, *Draba sibirica*. Два последних вида имеют дизъюнкцию от Полярного Урала до Северо-Восточной Гренландии (вместе с *Polenonium boreale* и др.). На том же склоне были найдены очень редкие в районе

ТАБЛИЦА 1

Средний химический состав горных пород, %

Оксиды	Кислые породы		Карбонатные породы	
	Полярный Урал[1]	Среднее содержание (кларк)[2]	Полярный Урал[1]	Среднее содержание (кларк)[3]
	Песчаники алевролиты	Сланцы	Известняки средней—верхней осадочных серий	Известняки
SiO_2	76.9	50.9	14.6	5.10
TiO_2	0.66	0.75	0.19	—
Al_2O_3	7.00	19.7	3.43	0.80
FeO	3.75	4.28	1.34	0.50
MnO	0.103	0.09	—	—
MgO	0.67	2.22	1.42	7.90
CaO	3.84	3.54	44.4	42.6
Na_2O	2.12	0.89	—	0.50
K_2O	0.59	2.74	—	—
CO_2	—	—	35.2	41.6
Cr_2O_3	—	0.015	—	—
NiO	—	0.012	—	—

Примечание. Литературные данные: [1] — Золотарев, Митюшева, 1993; [2] — Виноградов, 1962; [3] — Саранчина, Шинкарев, 1973.

Potentilla nivea subsp. *mischkinii*, *P. arenosa*, *Woodsia alpina* (среди глыб мрамора), *Taraxacum glabrum*, *Potentilla gelida* subsp. *boreo-asiatica*, *Draba sibirica*, *Rhodiola quadrifida* — виды, которые имеют северо-восточный ареал. Видовое разнообразие такого склона превышает 50 видов.

Отмеченные различия во флоре и растительности во многом связаны с различиями химического состава материнских горных пород и почв. Химический состав характеризуемых типов пород приведен в табл. 1. Карбонатные породы состоят в основном из карбонатов Ca и Mg, известняки по своему химическому составу представляют довольно однородную группу пород с преобладанием в составе $CaCO_3$, обычно в количестве более 90 %. Карбонатные породы правобережья р. Б. Пайпудына содержат в среднем 94 % $CaCO_3$ (Раабен, 1959). В известняках Полярного Урала отмечено содержание Ca, несколько превышающее кларк (табл. 1). В терригенных породах основное значение имеют SiO_2, Al_2O_3 и FeO, являющиеся главными породообразующими оксидами.

Район исследования относится к Уральской подпровинции горно-тундровых почв субарктической тундровой зоны Евроазиатской полярной почвенно-биоклиматической области (Иванова, 1962). Холодный влажный климат тундровой зоны определяет образование кислой ненасыщенной коры выветривания (Таргульян, Караваева, 1964). Для горно-тундровых почв на песчанистых сланцах Полярного Урала отмечались слабое влияние биогенного фактора и образование маломощного торфянистого слоя с кислой реакцией среды (Богатырев, 1953). На Полярном Урале широко распространены неоподзоленные каменистые маломощные почвы (подбуры), формирующиеся в условиях высокой водопроницаемости щебнистой почвенной толщи (Таргульян, 1971; Фирсова, Дедков, 1983). Тип почвообразующих пород и характер рельефа увеличивают разнообразие почвенного покрова тундровой зоны и обусловливают проявление азональности (Горячкин и др., 1998), примером чего являются почвы, формирующиеся на известняках. Их свойства резко контрастируют с типично кислой реакцией среды тундровых почв. Основные

физико-химические и химические характеристики исследованных почв Полярного Урала представлены в табл. 2 и 3. Почвы на известняках характеризуются преимущественно слабощелочной или нейтральной реакцией среды (табл. 2). Более высокие значения pH в области щелочной реакции отмечаются в I группе экотопов. Реакция среды почв на породах кислого состава резко контрастирует с pH почв на известняках и изменяется в пределах от сильнокислой до кислой, за исключением гр. VII со слабокислой реакцией. Для почв на кислых породах характерна высокая обменная кислотность, что показывает величина солевого pH.

У почв элювиальных местоположений на карбонатных и кислых породах различие в кислотности резко выражено и достигает 3 единиц (табл. 2). Скелетные почвы элювиальных местоположений на известняках содержат меньше обменных форм макроэлементов, чем почвы с более развитым органогенным горизонтом. Содержание Ca в верхнем слое почв элювиальных позиций превосходит его количество в однотипных почвах на кислых породах более чем в 5 раз, но кислые почвы значительно превосходят почвы на известняках по обеспеченности K, Mg и микроэлементами (табл. 2 и 3). Очень низкий уровень подвижных форм Fe в почвах на известняках обусловлен щелочной реакцией среды и может быть недостаточным для растений этих местообитаний, кроме адаптированных к этим условиям кальцефитов. На кислых породах почвы характеризовались, напротив, высоким содержанием подвижного Fe, особенно в элювиальных местоположениях, гр. V (табл. 3). В почвах, развитых на кислых породах Полярного Урала, отмечено также и высокое валовое содержание Fe (Фирсова, Дедков, 1983).

Кислотность почв II, III, IV групп экотопов снижается в органогенных горизонтах по сравнению с минеральными (табл. 2). В относительно более развитом гумусово-аккумулятивном горизонте почв транзитно-аккумулятивных местоположений склонов известняковых останцов, в луговинных тундрах и ерниках (гр. IV, II, III) накапливается более высокое содержание обменных форм макроэлементов. Почвы южного подножия и шлейфа характеризуются наиболее высоким содержанием Ca, в среднем 73.4 мг-экв./100 г; почвы луговинных тундр (гр. II) содержат значительное количество Ca и являются наиболее обеспеченными обменными K и Mg (табл. 2). Относительно более высокое содержание микроэлементов отмечено в почвах II, III, IV групп экотопов, например, Fe — в почвах ерников склонов (III гр), Mn и Zn — в почвах луговинных тундр (II гр.). Содержание Cu в почвах на известняках было низким, менее 1 мг/кг, для большинства групп экотопов на кислых породах оно было выше (табл. 3).

Почвы дренированных склонов ерников на известняках и кислых породах гр. III и VI характеризовались близкой степенью развития гумусово-аккумулятивного горизонта, по остальным показателям они были различны. Наиболее низкое значение pH почв на кислых породах отмечено для VI группы, с небольшим различием pH между горизонтами. Содержание Ca в почвах III группы экотопов на известняках превосходило его уровень в почвах на кислых породах более чем в 12 раз (табл. 3). Повышенное количество большинства микроэлементов содержится в почвах на кислых породах.

В эвтрофных ивняках транзитно-аккумулятивных местоположений, гр. VII, почвы отличаются слабокислой реакцией среды, в среднем — 5.23, более высоким уровнем Ca — 15.7 мг-экв./100 г и максимальным содержанием Mn — в среднем 240 мг/кг.

Почвы гр. VIII обогащены Ca и обладают несколько более высокими значениями pH, что отражено в верхнем пределе колебаний показателей. Реакция среды почв этой группы умеренно кислая или субнейтральная.

ТАБЛИЦА 2

Основные характеристики почв

Группы экотопов	Потеря при прокаливании, %		pH почвы				Обменные макроэлементы, мг-экв./100 г сухой почвы					
			H_2O		KCl		Ca		Mg		K	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
I	5.15 3.30—8.71	—	7.50 7.12—7.96	—	7.55 7.40—7.74	—	21.0 17.7—27.2	—	0.82 0.63—1.04	—	0.22 0.14—0.28	—
II	35.2 33.0—38.2	24.6 24.0—25.8	6.91 6.64—7.14	7.11 6.89—7.35	7.17 6.94—7.38	7.00 6.94—7.07	56.1 43.2—71.3	40.7 35.3—47.8	8.57 6.05—10.5	7.37 5.25—8.92	0.66 0.42—0.89	0.34 0.27—0.43
III	35.3 20.1—44.8	6.67 3.85—9.49	6.99 6.85—7.27	7.47 7.36—7.57	7.39 7.26—7.66	7.57 7.48—7.56	69.3 40.5—83.8	23.5 17.9—29.0	1.83 1.00—2.73	0.65 0.60—0.68	0.52 0.40—0.65	0.26 0.23—0.29
IV	32.6 27.5—47.0	7.55 5.94—9.24	7.20 6.80—7.47	7.49 7.19—7.75	7.33 7.08—7.55	7.48 7.38—7.56	73.4 52.7—101	30.9 24.2—37.5	3.99 1.11—7.91	1.12 0.57—1.70	0.47 0.32—0.63	0.25 0.22—0.28
V	32.8 23.2—42.3	10.4 9.13—11.6	4.26 4.14—4.37	4.29 4.19—4.39	3.59 3.40—3.79	3.58 3.57—3.58	3.80 1.97—4.82	2.26 1.84—2.67	1.57 0.85—2.02	0.98 0.62—1.34	0.40 0.28—0.47	0.14 0.09—0.20
VI	43.0 41.9—44.6	12.7 9.97—16.4	4.13 4.09—4.20	4.07 3.47—4.41	3.40 3.33—3.46	3.63 3.47—3.73	5.52 3.55—6.96	2.13 1.92—2.53	2.48 1.45—3.24	0.8 0.82—0.95	0.78 0.62—0.95	0.17 0.12—0.21
VII	23.2 6.88—50.4	—	5.23 4.87—5.67	—	4.24 4.00—4.62	—	15.7 6.44—27.2	—	2.54 1.45—3.89	—	0.33 0.12—0.55	—
VIII	20.0 6.04—59.1	6.34 3.76—12.1	4.93 4.47—5.44	4.85 4.36—5.34	3.91 3.63—4.20	3.72 3.29—4.59	7.85 5.86—11.0	9.66 4.98—14.7	2.08 0.17—6.75	2.85 1.95—4.16	0.35 0.18—0.78	0.20 0.13—0.28

Примечание. В табл. 2 и 3 приведено среднее содержание (верхняя цифра) и пределы колебаний (нижние цифры): а — органогенные горизонты, б — минеральные горизонты.

ТАБЛИЦА 3

Содержание подвижных форм микроэлементов

Группы экотопов	Элементы, мг/кг							
	Fe		Mn		Zn		Cu	
	а	б	а	б	а	б	а	б
I	1.04 1.02—1.06	—	38.1 22.5—54.6	—	1.51 1.18—1.64	—	0.04 0—0.14	—

II	3.95 3.29—4.78	2.66 2.33—2.99	95.0 67.1—112	59.3 36.8—82.1	7.00 2.30—12.5	4.44 1.83—7.04	—	—
III	10.4 3.13—31.1	2.75 2.41—3.08	44.6 30.9—74.0	64.1 62.9—65.2	3.00 1.00—5.80	1.44 1.21—1.67	0.05 0—0.10	0.04 0—0.08
IV	4.51 0.601—25.8	0.28 0.187—0.38	63.8 32.1—121	46.6 28.5—73.8	4.70 1.42—8.91	2.66 1.29—3.99	0.08 0—0.25	0.06 0—0.16
V	370 261—474	248 241—255	48.5 3.37—110	14.1 1.91—26.3	6.00 4.09—9.13	0.77 0.644—0.89	6.20 5.57—6.85	3.62 3.12—4.11
VI	184 107—323	357 158—606	9.42 3.26—16.0	10.4 0.932—27.2	13.0 6.30—17.0	2.01 1.64—2.23	7.62 6.79—8.43	4.75 4.49—5.01
VII	82.1 15.4—117	—	240 147—327	—	4.70 1.39—7.69	—	6.13 4.12—9.49	—
VIII	208 21.3—656	219 58.5—522	43.3 5.19—109	50.9 1.68—153	1.85 0.69—4.12	0.35 0—1.25	0.291 0.15—0.62	0.33 0.09—0.97

Полученные нами характеристики почв на кислых горных породах — реакция среды, содержание обменных форм Ca и Mg, потеря при прокаливании — соответствуют данным для однотипных почв аналогичного высотного пояса Полярного Урала (Фирсова, Дедков, 1983).

Таким образом, почвы, сформированные на разных типах горных пород, существенно отличаются по реакции почвенной среды и уровню содержания макро- и микроэлементов. Основные характеристики и химический состав почв (как и другие характеристики среды) закономерно изменяются также на разных местоположениях в пределах одного типа пород, в наименьшей степени — показатели pH (табл. 2 и 3). В изученных почвах в контрастных литологических условиях наиболее резко изменяется содержание обменного Ca. Содержание K и Mg более изменчиво в почвах на карбонатных породах, чем на кислых. Снижение уровня обменного K и Mg отмечается для группы почв элювиальных местоположений на обоих типах пород. Наиболее низкое содержание микроэлементов, особенно Fe, Mn, Zn, отмечено в группе почв элювиальных местоположений на известняках.

Наряду с универсальными климатогенными факторами (распределение тепла и осадков в жидкой и твердой фазе) такие геогенные факторы, как основность субстрата и уровень Ca, являются важными дополнительными параметрами, определяющими набор видов и структуру сообществ. Они могут проявляться как на внутриландшафтном и ландшафтном, так и на региональном уровне. Однако на Полярном Урале, так же как и на севере Скандинавии, в отличие от Мегаберингии и некоторых соседних территорий (от Таймыра до Восточной Гренландии) снижено разнообразие кальцефитов (как в нашей ситуации), а их ландшафтные позиции значительно сужены и в основном проявляются в элювиальных геохимических позициях.

К группе кальцефитов можно отнести *Saxifraga oppositifolia*, *Rhodiola quadrifida*, *Salix recurvigemmis*, *Carex glacialis*, *Pedicu-*

laris dasyantha, *Braya purpurascens* и др. К транзитно-аккумулятивным местоположениям в основном приурочены эвтрофные виды с более широкой экологической амплитудой, такие как *Salix reticulata*, *Silene acaulis*, *Pedicularis oederi*, *Eritrichium villosum*, *Carex sabynensis*, *Tofieldia pusilla* и мн. др. Эти виды можно считать факультативными кальцефитами, как и *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *D. punctata*, *Oxytropis sordida*, *Astragalus alpinus* subsp. *arctica*, *Draba sibirica*, *Potentilla stipularis*, *P. gelida* subsp. *boreo-asiatica* и др. Соответственно усиливается сукцессионная агрессивность олиготрофных гипоарктических кустарников и кустарничков, поселяющихся на известняках в углублениях рельефа при формировании органогенных подушек.

На породах среднего состава даже незначительное подщелачивание среды на транзитно-аккумулятивных позициях приводит к сукцессиям с усилением роли элювиальных кальцефитов, на элювиальных позициях вследствие выщелачивания субстрата усиливается роль ацидофитов.

Выпадение многих олиготрофных тундровых видов на участках с выходами карбонатных пород (в том числе и существенное снижение активности зональных тундровых видов — *Betula nana* и *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*) подтверждает мнение о том, что выходы известняков являются экстремальными экотопами для видов гипоарктических тундр, однако на Полярном Урале это выражено заметно слабее, нежели в секторе Мегаберингии.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49563).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). I. Почвы // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 75—85.

Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). II. Растения // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 70—78.

Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И., Юрцев Б. А. Растительность и минеральный состав почв на карбонатных и кислых горных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 117—126.

Богатырев К. П. К изучению высокогорных почв верхнего пояса гор // Почвоведение. 1953. № 5. С. 1—12.

Виноградов А. П. Средние содержания химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры // Геохимия. 1962. № 7. С. 555—571.

Воробьева Л. А., Глебова Г. И., Горшкова Е. И. Физико-химические методы исследования почв. М., 1980. 381 с.

Горячкин С. В., Караваева Н. А., Таргульян В. О. География почв Арктики: современные проблемы // Почвоведение. 1998. № 5. С. 520—530.

Грязнов О. Н., Душин В. А., Макаров А. Б. и др. Геологические формации и история развития горной части Полярного Урала // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1986. Т. 61. Вып. 4. С. 39—60.

Дроздова И. В., Юрцев Б. А. Сравнительная характеристика минерального состава различных экологических групп растений на серпентинитах Южной Чукотки // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 51—59.

Золотарев Т. И., Митюшева В. С. Минералогия и условия формирования свинцово-цинкового оруденения Полярного Урала. Воронеж, 1993. 156 с.

Иванова Е. Н. Уральско-Новоземельская провинция // Почвенно-географическое районирование СССР. М., 1962. С. 44—46.

Игошина Т. И., Алексеева-Попова Н. В., Секретарева Н. А. О накоплении минеральных элемен- представителями семейств *Solicaclae* и *Ericaclae* на известковых и силикатных породах (юго-вос- Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 38—48.
Раабен М. Н. Стратиграфия древних свит Полярного Урала // Тр. Геол. ин-та. М., 1959. Вып. 35. —46.
Саранчина Г. М., Шинкарев Н. Ф. Петрология магматических и метаморфических пород. Л., 1973. с.
Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., 1971. 268 с.
Таргульян В. О., Караваева Н. А. Опыт почвенно-геохимического разделения полярных облас- // Проблемы Севера (Природа). М.; Л., 1964. Вып. 8. С. 213—224.
Фирсова В. П., Дедков В. С. Почвы высоких широт горного Урала. Свердловск, 1983. С. 95.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 989 с.
Шадрин Л. Ф., Островский Л. Я. О картировании ордовикских толщ на Полярном Урале. Геоло- и металлогения ордовикских толщ осевой зоны севера Полярного Урала // Тр. ЗапСибНИГНИ. ıень, 1978. Вып. 128. С. 21—27.
Шварева Ю. Н. Климат Приполярного и Полярного Урала // Исследования ледников и леднико- районов. М., 1962. Вып. 2. С. 176—199.
Юрцев Б. А. О соотношении арктических и высокогорных субарктических флор // Проблемы эко- ıи, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 125—138.
Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // ер. II рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987а. С. 13—28.
Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // же. 1987б. С. 47—66.
Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Три локальных флоры карбонатных ландшафтов на ро-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 34—46.
Юрцев Б. А., Алексеева-Попова Н. В., Катаева М. Н. Видовое разнообразие локальных флор По- ıого Урала в контрастных геохимических условиях // Матер. Междунар. конф. «Биоразнообразие ›пейского Севера». Петрозаводск, 2001. С. 204—205.
Allen S. E., Grimshaw H. M., Parkinson J. A., Quarmby C. Chemical analysis of ecological materials. ., 1974. 565 p.

SUMMARY

A review of the differentiation of the flora and the vegetation in the Polar Urals on carbonate and rocks in the basins of the Bolshaya Paipudyna and the Sob Rivers is given. Groups of obligate and ltative calciphytes are distinguished. Soils in the main ecotope groups are described by structure of l exchangeable complex and physico-chemical parameters. A conclusion is made, that geogenic ›rs (substrate basicity and Ca level), alongside with climatic factors, are important additional para- rs to determine the set of species and the structure of communities. Lacking of many oligotro- tundra species and decrease of activity of such zonal species as *Betula nana* and *Carex ensifo-* ıbsp. *arctisibirica* on carbonate rocks confirm the view about extremal conditions in these ecoto- 'or hypoarctic tundra species.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (574.5)

© А. А. Уланова

ВОДОРОСЛИ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ «ЦВЕТЕНИЕ» СУПРАЛИТОРАЛЬНЫХ ВАНН НА ОСТРОВАХ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

A. A. ULANOVA. ALGAE CAUSING «BLOOMING» OF SUPRALITTORAL POOLS ON ISLANDS OF KANDALAKSHA BAY, THE WHITE SEA

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Факс (812)328-97-03
E-mail: anna_ulanova@yahoo.com
Поступила 15.03.2001
Окончательный вариант получен 06.03.2003

Выявлено 17 видов водорослей, вызывающих «цветение» воды в супралиторальных ваннах на островах Keретского архипелага Кандалакшского залива Белого моря, из них 3 вида впервые указываются для флоры европейского Севера России. Приведены сведения о гидрологических и гидрохимических параметрах воды в ваннах.

Ключевые слова: водоросли, «цветение» воды, супралиторальные ванны, соленость, температура воды, показатель кислотности, Белое море.

Супралиторальная зона морских побережий представляет собой стык моря и суши. Ванны супралиторали по сравнению с ваннами литорали, с одной стороны, наиболее сильно подвержены избыточной инсоляции, что приводит к повышению температуры и солености воды, а с другой — распресняюще-охлаждающему действию осадков. Показатель pH воды в супралиторальных ваннах обычно сильно смещен в щелочную область. Эти особенности супралиторальных ванн, а также их относительная защищенность от непосредственного влияния моря благоприятствуют возникновению условий, при которых численность некоторых видов водорослей резко возрастает. Вода в таких ваннах в период массового развития водорослей непрозрачная и окрашенная. «Цветут» ванны только в супралиторальной зоне и крайне редко — в верхнем этаже верхней литорали. В нижних горизонтах приливно-отливной зоны такие явления невозможны из-за периодического поступления морской воды в ванны с приливами. Благодаря этому происходит механическое вымывание планктонных и неприкрепленных форм водорослей из водоемов литорали. Кроме того, морская вода характеризуется устойчивым комплексом гидрохимических и гидрологических параметров — относительно низкой температурой, высокой соленостью и нейтральным показателем. Такой комплекс условий является неблагоприятным для увеличения численности микроводорослей в ваннах нижней литорали.

В настоящее время в литературе приводятся многочисленные данные о «цветении» континентальных водоемов. Сведений о «цветении» водоемов морских побережий мало. Для верхней литорали отмечены вспышки численности диатомо

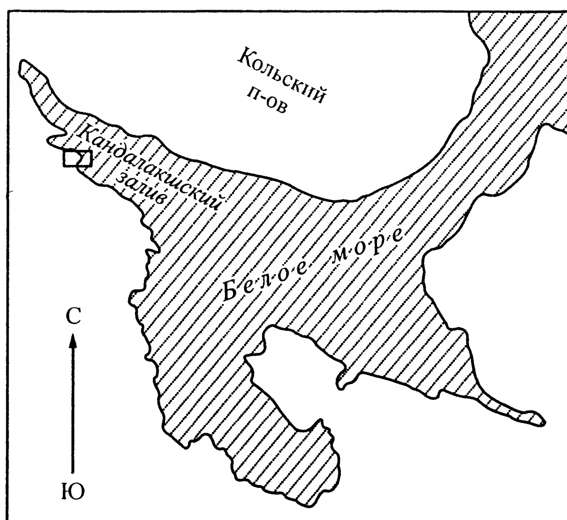


Рис. 1. Расположение района исследования (отмечено прямоугольной рамкой).

вых водорослей. Так, в ваннах верхней литорали аргентинского побережья Атлантического океана в 1991 г. наблюдалось массовое развитие *Gonioceros armatus* (West) Perag., а в 1966 г. — *Asterionella gracialie* Castr. (Gayoso, Muglia, 1991). Литература по «цветению» супралиторальных ванн в северных морях России отсутствует.

Цель работы — определение видов водорослей, вызывающих «цветение» в ваннах супралиторальной зоны на островах Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1), и выявление гидрологических и гидрохимических условий, при которых эти виды вызывали «цветение».

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили пробы воды, собранные в июле 1999 и июле 2000 гг. на островах Илейки, Плоская Луда, Плоская Двинская Луда, расположенных в Кандалакшском заливе Белого моря (рис. 2), между 66°13′—66°22′ с. ш. и 33°27′— 33°56′ в. д. Водоросли были собраны в 24 супралиторальных ваннах без использования планктонной сети и зафиксированы растворами Люголя и формалина, просматривались при увеличении ×60 водно-иммерсионного объектива. Перед отбором проб проводили измерения температуры, pH и солености воды при помощи универсальных солемометра HI 9033 и pH-метра HI 9024.

При определении водорослей использовали следующие работы: О. А. Коршиков (1953), П. М. Царенко (1990), 7-й (1955) и 8-й (1959) выпуски «Определителя пресноводных водорослей СССР». Таксономический список зеленых хлорококковых водорослей составлен по системе Царенко. Для остальных отделов водорослей принята классификация, предложенная авторами книги «Водоросли» (1989).

Данные по экологии и географическому распространению большинства видов взяты из перечисленных выше определителей. Для видов, впервые встреченных во флоре европейского Севера России, даны литературная ссылка и оригинальные рисунки.

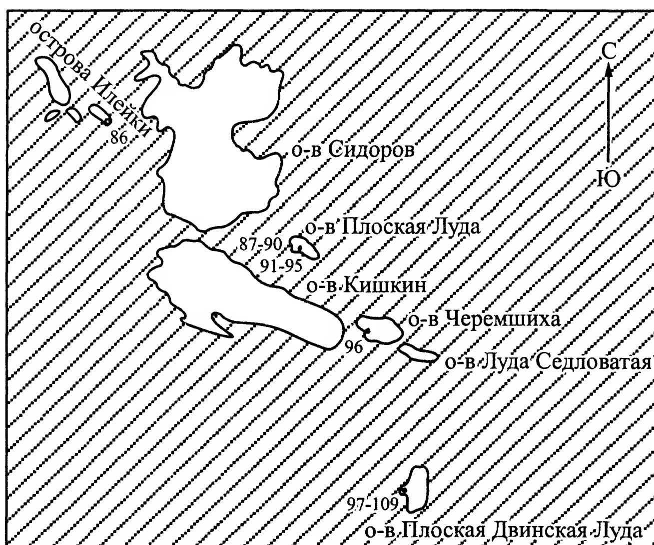


Рис. 2. Карта-схема островов Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря. Точками на островах отмечены пункты сбора материала.

Результаты и обсуждение

Все изученные ванны каменистого типа, но каждая из них имеет особенности. Ниже приведены сведения о местонахождении ванн, их размерах, температуре, солености и pH воды и массовых видах водорослей.

Острова Илейки: самая близкая к о-ву Сидоров безымянная луда.

Ст. 86. Юго-восточная часть острова. Ванна 2 × 1 м, 10 см глуб., с пузырящейся пленкой на поверхности воды, соленость 0.3 ‰, температура 22.5 °С, pH 8.5. Отмечено массовое развитие *Chlamydomonas gloecystiformis*.

О-в Плоская Луда. Пробы собраны в западной (ст. 87—90) и юго-западной (ст. 91—95) частях острова.

Ст. 87. Ванна 0.3 × 0.5 м, 15 см глуб., соленость 0.2 ‰, температура 25.5 °С, pH 8.8. «Цветение» воды в ванне вызвано *Haematococcus pluvialis*.

Ст. 88. Ванна 0.7 × 0.9 м, 15 см глуб., соленость 1.5 ‰, температура 21.4 °С, pH 7.17. В массе развивался *Pediastrum boryanum*.

Ст. 89. Ванна 0.3 × 0.5 м, 20 см глуб., соленость 0.78 ‰, температура 20.0 °С, pH 10.7. Массовое развитие *Oocystis elliptica*, *Brachiomonas gracilis* и *Haematococcus pluvialis* отмечено в качестве субдоминантов.

Ст. 90. Ванна 0.2 × 0.4 м, 20 см глуб., соленость 0.71 ‰, температура 22.0 °С, pH 11.0. «Цветение» воды вызвано *Oocystis elliptica*.

Ст. 91. Ванна 0.4 × 0.5 м, 30 см глуб., соленость 1.92 ‰, температура 23.0 °С, pH 11.0. Массовое развитие *Oocystis elliptica*, субдоминант *Microcystis pulverea*.

Ст. 92. Ванна 0.3 × 0.4 м, 15 см глуб., соленость 0.92 ‰, температура 17.7 °С, pH 10.0. Отмечено массовое развитие *Oocystis elliptica* и *Monoraphidium contortum*.

Ст. 93. Ванна 0.5 м в диам., 30 см глуб., соленость 2.85 ‰, температура 21.0 °С, pH 9.96. В массе развивался *Oocystis elliptica*.

Ст. 94. Ванна 0.3 × 0.4 м, 40 см глуб., соленость 0.42 ‰, температура 27.7 °С, pH 10.0. «Цветение» воды вызвано *Monoraphidium irregulare* и *Microcystis pulverea*.

Ст. 95. Ванна 30 см в диам., 20 см глуб., соленость 3.07 ‰, температура 17.6 °С, pH 8.75. Вода изумрудного цвета с сильным неприятным запахом, с большим количеством разлагающейся органики на дне. Стенки ванны покрыты *Oscillastoria amoena* (Kütz.) Gom. В толще воды в массе присутствовал *Eutreptia globulifera*.

О-в Черемшиха.

Ст. 96. Западная часть острова. Ванна 0.5 м в диам., 20 см глуб., соленость 2.85 ‰, температура 25.0 °С, pH 10.5. «Цветение» воды вызвано массовым развитием *Oocystis elliptica* и субдоминантом *Brachiomonas gracilis*.

О-в Плоская Двинская Луда. Все пробы собраны в западной части острова.

Ст. 97. Ванна 0.3 × 0.5 м, 10 см глуб., соленость 61.4 ‰, температура 22.0 °С, pH 7.2. Вода с сильным неприятным запахом, с гнилыми остатками *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis; по краям ванны кристаллы соли образуют слой в 2 см толщиной. Обилен *Chlamydomonas depauperata*.

Ст. 98. Ванна 0.3 × 0.6 м, 20 см глуб., соленость 0.2 ‰, температура 24.5 °С, pH 9.1. Массовое развитие *Pediastrum boryanum*.

Ст. 99. Ванна 0.8 × 1.2 м, 20 см глуб., соленость 0.2 ‰, температура 23.4 °С, pH 9.0. «Цветение» воды вызвано массовым развитием *Scenedesmus magnus* var. *magnus* вместе с *Scenedesmus intermedius* var. *intermedius* f. *intermedius* и *Scenedesmus ellipticus* в качестве субдоминантов.

Ст. 100. Ванна 0.4 × 0.3 м, 20 см глуб., соленость 0.42 ‰, температура 24.5 °С, pH 9.0. Массовое развитие *Dictyosphaerium pulchellum*.

Ст. 101. Ванна 0.5 м в диам., 20 см глуб., соленость 0.22 ‰, температура 21.5 °С, pH 10.0. Массовое развитие *Oocystis elliptica*.

Ст. 102. Ванна 0.4 × 0.8 м, 30 см глуб., соленость 1.4 ‰, температура 20.0 °С, pH 11.0. Массовое развитие *Oocystis elliptica* с субдоминантом *Microcystis pulverea*.

Ст. 103. Ванна 0.5 × 0.6 м, 30 см глуб., соленость 2.2 ‰, температура 25.5 °С, pH 8.8. Высокое обилие *Oocystis elliptica*.

Ст. 104. Ванна 0.6 м в диам., 30 см глуб., соленость 3.0 ‰, температура 27.0 °С, pH 10.5. Массовое развитие *Oocystis elliptica*.

Ст. 105. Ванна 0.6 × 0.8 м, 30 см глуб., соленость 0.3 ‰, температура 20.5 °С, pH 9.5. «Цветение» воды вызвано массовым развитием *Ankistrodesmus falcatus* и *Schroederia setigera*.

О-в Луда Седловатая. Пробы собраны в северо-западной части острова.

Ст. 106. Ванна 0.5 × 0.7 м, 30 см глуб., соленость 3.92 ‰, температура 25.0 °С, pH 10.6. Выявлено массовое развитие *Oocystis elliptica*.

Ст. 107. Ванна 0.4 × 0.8 м, 20 см глуб., соленость 5.35 ‰, температура 25.5 °С, pH 10.4. «Цветение» воды вызвано *Oocystis elliptica*. На стенках ванны в изобилии развивался *Lyngbya nordgaardii* Wille.

Ст. 108. Ванна 0.4 м в диам., 15 см глуб., соленость 21.2 ‰, температура 24.0 °С, pH 9.6. Массовое развитие *Raphidocelis subcapitata*.

Ст. 109. Ванна 0.5 м в диам., 20 см глуб., соленость 6.78 ‰, температура 24.3 °С, pH 10.0. Массовое развитие *Raphidocelis subcapitata*.

«Цветение воды» в супралиторальных ваннах на островах Чупинской губы Белого моря вызывают 17 видов водорослей из 13 родов, относящихся к 10 семействам, 4 порядкам и 3 отделам: *Chlorophyta* (15 видов), *Euglenophyta* (1) и *Cyanophyta* (1). Наибольшее число видов (11) принадлежит порядку *Chlorococcales*: *Scenedesmus* — 3 вида, *Monoraphidium* — 2, остальные роды — по 1 виду. Порядок *Volvocales* представлен 4 видами, 3 вида — *Brachiomonas gracilis* (рис. 3*а*, *б*), *Chlamydomonas depauperata* (рис. 4) и *Eutreptia globulifera* (рис. 5) впервые отмечены для флоры европейского Севера России.

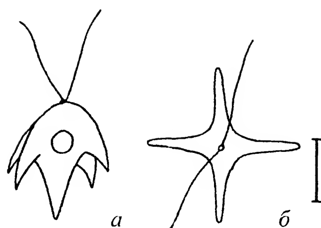


Рис. 3. *Brachiomonas gracilis.*
а — вид клетки сбоку, *б* — вид спереди. Масштабная линейка — 10 мкм.

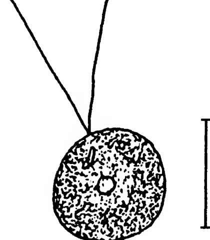


Рис. 4. *Chlamydomonas depauperata.*
Масштабная линейка — 10 мкм.

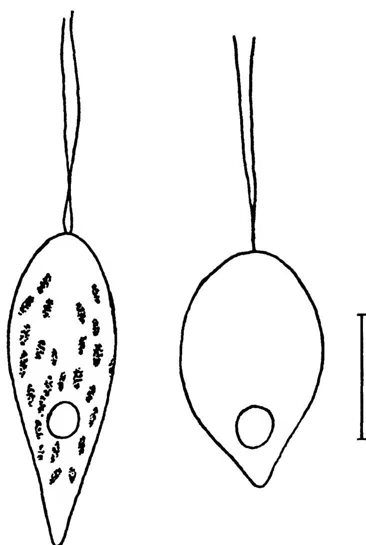


Рис. 5. *Eutreptia globulifera.*
Форма клетки при движении. Масштабная линейка — 10 мкм.

Ниже приведен таксономический список обнаруженных видов с указанием оригинальных размеров клеток и эколого-географических характеристик.

Отдел *Chlorophyta*

Порядок *Volvocales*

Сем. *Chlamydomonadaceae*

Brachiomonas gracilis Bohlin. Клетки 18—20 мкм дл., 15—17 мкм шир.; на переднем конце хорошо выраженный носик. Солоноватоводный, очень редкий планктонный вид, встречающийся в небольших углублениях на прибрежных скалах, в пресной воде, смешивающейся во время прибоя с морской. Указан для Швеции (Дедусенко-Щеголева и др., 1959).

Chlamydomonas depauperata Pasch. Клетки 14 мкм в диам., длина жгутов больше длины клетки. Солоноватоводный, очень редкий планктонный вид. Указан для Латвии (Дедусенко-Щеголева и др., 1959).

C. gloecystiformis Dill. Клетки без слизи, 17 мкм дл., 12 мкм шир. Континентальный, по-видимому, широко распространенный планктонный пресноводный вид.

Сем. *Haematococcaceae*

Haematococcus pluvialis Flot. emend. Wille. Клетки 60—63 мкм дл., 50—51 мкм шир., длина жгутов почти равна длине клетки. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

Порядок *Chlorococcales*

Сем. *Chlorococcaceae*

Schroederia setigera (Schröd.) Lemm. Клетки 60—190 мкм дл., 3—6 мкм шир. Континентальный планктонный пресноводный вид. Распространен в Азии, Америке и Европе.

Сем. *Hydrodictyaceae*

Pediastrum boryanum (Thur.) Menegh. Ценобии 25—158 мкм в диам.; наружные клетки ценобиев 8—25 × 7—20 мкм, внутренние клетки 15—20 ×20—22 мкм. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

Сем. *Botryococcaceae*

Dictyosphaerium pulchellum Wood. Клетки 5—10 мкм в диам.; колонии 80—100 мкм в диам. Континентальный, широко распространенный планктонный пресноводный вид.

Сем. *Oocystaceae*

Oocystis elliptica W. West. Клетки без слизи, 13 мкм дл., 9 мкм шир., в колониях по 4—8, окружены материнской оболочкой или чаще одиночные. Континентальный, широко распространенный планктонный пресноводный вид.

Сем. *Selenastraceae*

Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs. Клетки 22—60 мкм дл., 1.5—4.2 мкм шир. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

Monoraphidium contortum (Thur.) Kom.-Legn. Клетки вытянутые, 10—43 мкм дл., 1—5 мкм шир.; расстояние между концами клеток 10—30 мкм. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

M. irregulare (G. M. Smith) Kom.-Legn. Клетки 42—140 мкм дл., 1.5—5 мкм шир.; расстояние между концами клеток 20—60 мкм. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

Raphidocelis subcapitata (Korsch.) Nyg. Клетки 18—22 мкм дл., 1—4.5 мкм шир. Континентальный планктонный пресноводный вид, распространен в Азии и Европе.

Сем. *Scenedesmaceae*

Scenedesmus ellipticus Corda. Ценобии из 2, 4, 8 редко 16 клеток; клетки 4—20 мкм дл., 2—9 мкм шир. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

S. intermedius Chodat var. *intermedius* f. *intermedius*. Ценобии из 4—8 клеток; клетки 4—10 мкм дл., 2—6 мкм шир. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

S. magnus Meyen var. *magnus*. Ценобии из 4—8 клеток; клетки 27—40 мкм дл., 7—12 мкм шир. Континентальный, повсеместно распространенный планктонный пресноводный вид.

Отдел *Euglenophyta*

Порядок *Euglenales*

Сем. *Eutreptiaceae*

Eutreptia globulifera Van Goor. Клетки сильно метаболичные, 22—28 мкм дл., 8—10 мкм шир.; жгуты одинаковой длины, короче клетки. В водоемах со слабо солоноватой водой, очень редкий планктонный вид. Указан для Голландии (Попова, 1955).

Отдел *Cyanophyta*

Порядок *Chroococcales*

Сем. *Microcystaceae*

Microcystis pulverea (Wood) Forti emend. Elenk. Клетки 2—3 мкм в диаметре. Широко распространенный планктонный пресноводный вид, иногда встречается на влажных скалах.

В Белом море «цветение» воды в супралиторальных ваннах возникает на островах, расположенных не в отрытой части моря, а в его губах. Все исследованные ванны располагались на той стороне островов, которая была ориентирована по направлению к куту Чупинской губы, т. е. они были в наименьшей степени подвержены штормам или действию нагонных ветров.

Чаще всего «цветение» воды в ваннах вызывается массовым развитием зеленой хлорококковой водоросли *Oocystis elliptica*. Обычно *O. elliptica* вызывает «цветение» воды без сопровождающих видов водорослей, но в 2 ваннах вместе с ним был выявлен *Brachiomonas gracilis*, а в одной — *Monoraphidium contortum*.

Все перечисленные виды вызывают «цветение» ярко-зеленого цвета, кроме *Eutreptia globulifera*, массовое развитие которого придает воде изумрудный цвет и сильный неприятный запах, что является обычным признаком развития эвгленовых водорослей.

В отличие от других видов *Haematococcus pluvialis* окрашивает воду в красный цвет и часто встречается не только в вегетативном состоянии, но и в виде покоя-

щихся цист, которые окрашены в красный цвет за счет гематохрома. В результате скопления цист на дне образуется наилок красного цвета. По нему всегда можно определить обильное развитие этого вида.

Обычно дно и стенки ванн с «цветущей» водой без видимых обрастаний водорослями, только в одной из ванн на Луде Седловатой (ст. 107) с массовым развитием *Oocystis elliptica* на стенках в изобилии развивался вид *Lyngbya nordgaardii*, а в ванне с *Eutreptia globulifera* на Плоской Луде (ст. 95) — *Oscillatoria amoena*.

Большинство выявленных видов вегетировали при невысокой солености воды — от 0.2 до 3.92 ‰. Только в 4 случаях соленость воды составляла более 5 ‰, и при этой солености отмечено обильное развитие *Chlamydomonas depauperata*, *Oocystis elliptica* и *Raphidocelis subcapitata*. Анализ распределения видов по отношению к солености показал, что многие из встреченных в супралиторальных ваннах видов характерны для пресных водоемов. При этом в ваннах они развивались в массе при солености, во много раз превышающей нормы солености пресных водоемов. Так *O. elliptica* был встречен при солености 5.35 ‰, хотя наблюдался и при более низких значениях — от 0.92 до 3.92 ‰. *C. depauperata* вызывал «цветение» при очень высокой солености — 61.4 ‰, *R. subcapitata* — при солености 6.8—21.2 ‰. По литературным данным, *R. subcapitata* и *O. elliptica* считаются пресноводными видами, широко распространенными в континентальных водоемах. *C. depauperata* плохо изучен в отношении экологии и географического распространения, но есть указания, что этот вид встречается очень редко, в сильно загнившем иле, на дне озер и прудов с перегнившими остатками водных растений.

Мои исследования показали, что пределы галотолерантности видов могут быть значительно шире, чем принято считать.

Диапазон температуры воды, при котором отмечено «цветение», составлял 17.6—27.7 °С. В большинстве случаев «водоемы» «цвели» при температуре 20—23.4 °С. При минимальной температуре развивались *Eutreptia globulifera* и *Monoraphidium contortum*, при максимальной — *M. irregulare* и *Microcystis pulverea*. Наиболее индифферентен к температуре воды *Oocystis elliptica*. Этот вид встречался при температуре 17.7—27.0 °С.

Значения pH воды, при которых происходило развитие встреченных видов, сильно смещены в щелочной диапазон. Только в двух случаях pH было близко к нейтральному. Это наблюдалось в ваннах, «цветение» которых вызвано *Chlamydomonas depauperata* и *Pediastrum boryanum*. Наиболее высокое значение pH (11.0) отмечено в ваннах в момент массового развития *Oocystis elliptica* и *Microcystis pulverea*. Высокие значения pH воды объясняются высокой концентрацией углекислого газа, который выделяется в процессе фотодыхания водорослей.

В результате изучения водорослей супралиторальных ванн островов Керетского архипелага Кандалакшского залива было выявлено 83 вида из 56 родов. «Цветение» воды в этих ваннах вызывает только 17 видов, перечисленных выше. Наши наблюдения свидетельствуют, с одной стороны, о специфике супралиторальных ванн как местообитания водорослей, а с другой — о физиологических и экологических особенностях видов, вызывающих «цветение» воды.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность профессору Н. И. Стрельниковой за ценные замечания и советы, высказанные при обсуждении этой статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-49333 и 02-04-06300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водоросли. Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Определитель пресноводных водорослей СССР. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. М.; Л., 1959. Вып. 8. 229 с.

Коршиков О. А. Визначник прісноводних водорослей Української РСР. Київ, 1953. Вып. 5. 419 с.

Попова Т. Г. Определитель пресноводных водорослей СССР. Эвгленовые водоросли. М., 1955. Вып. 7. 281 с.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 208 с.

Gayoso A. M., Muglia V. H. Blooms of surf-zone diatom *Gonioceros ormatus* (*Bacillariophyceae*) on the South Atlantic coast (Argentina) // Diatom Reseacrch. 1991. Vol. 6. N 2. P. 247—253.

SUMMARY

17 algae species causing blooming in the supralittoral pools on the islands of the Chupa Inlet (Kandalakscha Bay, the White Sea) have been observed. 3 species are reported for Russian European North for the first time. New data are given on the hydrological and hydrochemical features of the supralittoral pool water when blooming. Surveys in the field allowed to clarify the ecological parameters for a number of species.

УДК 574.583 (28) : 581 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© В. А. Елизарова

ВЛИЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА НА СУТОЧНЫЙ ПРИРОСТ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В МЕЗОТРОФНОМ ВОДОЕМЕ (РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ)

V. A. YELIZAROVA. THE EFFECT OF ZOOPLANKTON ON THE DAILY INCREMENT OF PHYTOPLANKTON BIOMASS IN A MESOTROPHIC WATERBODY (THE RYBINSK RESERVOIR)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
Поступила 22.04.2003

В суточных экспериментах *in situ* с природной водой Рыбинского водохранилища изучали влияние зоопланктона на прирост сырой биомассы планктонных водорослей и концентрации хлорофилла *a*. В отсутствии крупных зоопланктеров прирост биомассы фитопланктона в целом и группы диатомовых, как правило, снижался более чем на 60 %, но в разгар лета он повышался соответственно на 65 и 29 %. Повышение прироста в среднем на 48 и 60 % было характерно также для синезеленых и зеленых водорослей соответственно. В отсутствии микрозоопланктона видовой состав фитопланктона обогащался мелкими формами зеленых и диатомовых водорослей.
Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, биомасса фитопланктона, Рыбинское водохранилище.

Выявление и количественная оценка многогранных взаимосвязей фито- и зоопланктона в природных условиях относятся к приоритетной области гидробиологии (Алимов, 1988; Крючкова, 1989). Немало исследований этого плана посвящено влиянию зоопланктона на первичную продукцию фитопланктона (Hillbricht-Iikowska, 1977; Щербак, Кузьменко, 1984; Sterner, 1986; Пастернак и др., 1987; Tsuda, Nemoto, 1988; Elser et al., 1990; Schoenberg, 1990; Tackx et al., 1990; Verity, Vernet, 1992; Dagg, 1995; Hawens et al., 1996; Strom, Strom, 1996; Levim et al., 1999; Zhang, Wang, 2000, и др.). Однако данные о воздействии зоопланктона на прирост сырой

биомассы фитопланктона не обнаружены. Между тем в ряде случаев, в том числе для балансовых расчетов круговорота органического вещества, целесообразно использовать данные по так называемой эффективной продукции — приросту биомассы (Кожова, Загоренко, 1974).

В настоящем исследовании оценено влияние зоопланктона на суточный прирост сырой биомассы фитопланктона в крупном мезотрофном водоеме — Рыбинском водохранилище.

Материал и методика

С 15 мая по 14 августа 1989 г. один раз в месяц, а в июле дважды проводили эксперименты *in situ* со свежеотобранной водой с поверхности глубоководной (русло р. Волги) стационарной станции в Волжском плесе водохранилища (возле с. Коприно).

Наличие зоопланктона и степень его влияния на фитопланктон устанавливали по изменению прироста биомассы водорослей и концентрации хлорофилла *a* в отсутствии животных (опыт) по сравнению с таковыми в природной воде (контроль). От крупных (и главных) потребителей фитопланктона воду освобождали фильтрацией через мельничный газ № 38 (размер ячеи 168 мкм), а почти от всех других беспозвоночных — фильтрацией через газ № 67 (размер ячеи 77 мкм) (далее в тексте и в таблицах — вариант I и вариант II соответственно).

Учитывая влияние процедуры фильтрации воды, сравнивали не абсолютные значения прироста биомассы и концентрации хлорофилла в контроле и вариантах, а процентное соотношение от исходных величин биомассы и концентрации пигмента.

Пробы отбирали для определения качественного и количественного составов фитопланктона и зоопланктона, концентрации растительных пигментов — хлорофиллов *a*, *b*, *c*.

Контрольной и фильтрованной водой, каждой в 6 повторностях (3 повторности для анализа зоопланктона), заполняли прозрачные плексигласовые цилиндры объемом 1.4 л, закрытые с торцов мембранными фильтрами (диаметр пор около 1 мкм), обеспечивающими водообмен с окружающей средой, но сохраняющими водоросли в изолированном объеме. Цилиндры экспонировали в течение суток в специальном горизонтальном штативе, подвешенном с помощью лебедки на глубину 25 см в прибрежье, свободном от макрофитов и отличающимся высоким ветровым волнением (необходимо для поддержания фитопланктона во взвешенном состоянии).

Через сутки из контроля и вариантов повторно отбирали пробы для определения биомассы фитопланктона и пигментов. Биомассу определяли общепринятым счетно-объемным методом, учитывая около 400 клеток всех встреченных водорослей (ошибка счета ± 10 %) и 100 клеток отдельных видов (ошибка счета ± 20 %) (Lund et al., 1958). Средние величины биомассы рассчитывали для повторностей, различающихся в пределах 25 %. Разницу между показателем в контроле и варианте считали существенной, если она составляла не менее 30 %

Пигменты анализировали стандартным спектрофотометрическим методом с вычислением их концентраций по формулам Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975).

Видовое разнообразие фитопланктона оценивали по индексу Маргалефа (Одум, 1975).

Результаты и их обсуждение

В результате фильтрации в воде изменялось долевое участие отдельных групп в общей биомассе водорослей — заметно снижалась доля синезеленых водорослей, а в варианте II — также и зеленых, и несколько повышалась доля диатомовых, о чем свидетельствуют полученные средние по всем опытам данные (табл. 1) в процентном отношении к общей биомассе.

Биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла *a* в исходной натуральной воде составляли соответственно 1.6—12.8 мг/л и 7.1—21.7 мкг/л (табл. 2). За одним исключением (начало июля), биомассу водорослей слагали главным образом диатомовые (63—98 % от общей биомассы) (табл. 2). Обычно доминировали (более 10 % от общей биомассы) крупные представители диатомовых: *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *Sceletonema potamos* (Weber) Hasle, в мае господствовал мелкоклеточный *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (около 90 % от общей биомассы). В начале июля доли диатомовых и синезеленых в общей биомассе фитопланктона были одинаковыми. Представитель синезеленых *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. вошел в состав доминантов. 1-е место принадлежало зеленым, что нехарактерно для глубоководной зоны водохранилища. Такое таксономическое соотношение доминантов соответствует высокотрофным водоемам (Reynolds, 1984).

Облик зоопланктона весной, в мае, определяла коловратка Brachionus culyciflorus Pall., летом — ветвистоусые и веслоногие рачки Daphnia cucullata G. Sars., D. longispina Mull., Bosmina coregoni Baird., Chydorus sphaericus Müll., Limnosida frontosa G. Sars., Mesocyclops leucarti Claus., M. oithonoides G. Sars., Eudiaptomus gracilis G. Sars.

Результаты опытов (табл. 3) показали, что на прирост биомассы фитопланктона влияет преимущественно макрозоопланктон. Чаще влияние оказывалось положительным: в варианте I, кроме самого разгара лета (июль), исследуемый показатель для фитопланктона в целом в среднем был в 2.9 раза ниже, чем в контроле. Это наблюдалось даже в майском опыте, несмотря на гибель в емкостях, возможно, из-за недостатка кислорода, единично присутствующих рачков. Кроме них в воде, вероятно, находились не учитываемые в наших экспериментах другие крупные нерачковые зоопланктеры. В состав майского планктона Волжского плеса входят, например достигающие 120—240 мкм инфузории Stokesia vernalis (Wang.) Wenzich, Bursella spumosa Schmidt, Paradileptus elephantinus Svec. (Мамаева, 1979). В июле на прирост биомассы фитопланктонного сообщества макрозоопланктон влиял отрицательно: в варианте I прирост в среднем в 2.8 раза был выше, чем в контроле.

Как выяснилось, от крупного зоопланктона постоянно зависит прирост сырой биомассы всех исследованных групп фитопланктона. Однако только у диатомовых изменение прироста биомассы в опыте по сравнению с контролем совпадало по

ТАБЛИЦА 1

Количественные изменения состава фитопланктона (доля биомассы группы от общей биомассы, %)

	Водоросли		
	диатомовые	синезеленые	зеленые
Контроль	72	10	12
Вариант I	78	6	12
Вариант II	80	8	6

ТАБЛИЦА 2

Биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла *а* в контрольной воде разных экспериментов

Дата	Температура воды, °С	Биомасса				Хлорофилл, мкг/л
		общая, мг/л	доля от общей биомассы, %			
			диатомовые	синезеленые	зеленые	
15 V	13.4	12.8	98	—	1	21.7
12 VI	19.4	5.6	80	13	7	11.9
10 VII	19.8	1.6	26	25	42	7.1
24 VII	20.0	1.6	63	14	5	10.4
14 VIII	19.8	4.3	94	0.4	6	9.6

Примечание. Здесь и в табл. 3 и 4 прочерк означает отсутствие данных.

знаку с таковым фитопланктона в целом (табл. 3). В мае, июне и августе положительный эффект макрозоопланктона в отношении прироста биомассы диатомовых может быть связан с лимитированием их роста фосфором и биологически доступным железом (Елизарова, Королева, 1990; Елизарова, 2000) и выделением животными этих элементов (Никулина, Гутельмахер, 1979; Frey, Small, 1979; Brabrandt et al., 1984). Отсутствие ощутимого воздействия животных на прирост биомассы синезеленых в августе объясняется незначительным их количеством в это время (табл. 2).

Любопытно проявление отрицательного эффекта крупноразмерного зоопланктона в наибольшей степени на прирост сырой биомассы синезеленых: по сравне-

ТАБЛИЦА 3

Суточный прирост сырой биомассы фитопланктона в целом, диатомовых, синезеленых, зеленых водорослей и концентрации хлорофилла *а* в контроле и вариантах опытов

Вариант опыта	Дата				
	16 V	13 VI	11 VII	25 VII	15 VIII
Фитопланктон					
Контроль	40 (45)	30 (37)	166 (135)	184 (67)	82 (–)
Вариант I	15 (24)	12 (46)	367 (153)	619 (91)	24 (18)
Вариант II	96 (29)	1 (42)	287 (92)	151 (101)	146 (22)
Диатомовые					
Контроль	40	34	531	254	82
Вариант I	14	8	420	687	22
Вариант II	95	(–)	303	181	135
Синезеленые					
Контроль	55	23	32	721	—
Вариант I	156	356	210	654	—
Зеленые					
Контроль	44	34	61	261	123
Вариант I	418	4	271	661	184
Вариант II	—	187	427	360	850

Примечание. В скобках — суточный прирост концентрации хлорофилла *а*, % от исходного значения. Здесь и в табл. 4 прочерк в скобках означает отрицательный прирост. Подчеркнуты величины, существенно (на 30 % и более) отличающиеся от контрольных.

ТАБЛИЦА 4

Относительное представительство (%) отдельных водорослей в биомассе группы (1) и в общей биомассе (2) и прирост их сырой биомассы (% от исходной биомассы) (3) в контроле и вариантах разных опытов

Виды водорослей	Контроль			Вариант I			Вариант II		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Май									
Stephanodiscus hantzschii	88	87	29	83	81	12	84	83	84
Diatoma tenuis	2.4	2.3	681	1.6	1.5	282	4	4	180
Nitzschia acicularis	0.3	0.3	36	0.03	0.02	780	0.05	0.05	680
Scenedesmus quadricauda	13	0.1	237	34	0.1	867	—	—	—
Июнь									
Stephanodiscus binderanus	60	48	34	70	58	(–)	—	—	—
Aulacoseira granulata	12	10	192	16	13	20	—	—	—
Scenedesmus quadricauda	11	0.8	(–)	11	0.9	(–)	—	—	—
Начало июля									
Stephanodiscus hantzschii	34	9	727	30	13	448	—	—	—
Sceletonema potamos	29	8	285	29	13	200	—	—	—
Microcystis aeruginosa	51	3	(–)	16	2	325	—	—	—
Scenedesmus quadricauda	15	6	150	11	5	710	—	—	—
Конец июля									
Aulacoseira granulata	40	26	101	36	25	400	—	—	—
Sceletonema potamos	30	19	465	29	20	1049	—	—	—
Microcystis aeruginosa	35	5	16	69	7	65	—	—	—
Scenedesmus quadricauda	8.5	0.4	343	14	0.9	644	—	—	—
Август									
Aulacoseira islandica	71	66	108	74	72	2.4	—	—	—
A. granulata	25	23	66	25	24	(–)	—	—	—
Scenedesmus quadricauda	6	0.3	93	2	0.03	50	—	—	—

нию с контролем в варианте I этот показатель увеличился в 8.3 раза (июнь—июль), тогда как прирост биомассы зеленых — в 4.5 раза (май, июль, август), диатомовых — в 2.7 раза (конец июля).

Прирост биомассы всех доминирующих видов также подвержен влиянию макрозоопланктона (табл. 4). Однако за период исследования характер влияния на одни виды (например, на *Stephanodiscus hantzschii*) оставался постоянным, а на другие — менялся на противоположный по знаку. Так, реакция *Sceletonema potamos* на отсутствие макрозоопланктона сменилась даже в течение одного месяца. При этом прирост биомассы *Aulacoseira granulata* в варианте I в июне и августе сильно уступал приросту в контроле, а в конце июля в 4 раза его превышал. Причиной превышения, скорее всего, служило отсутствие в варианте I веслоногих рачков, способных разбивать длинные нити диатомей на отдельные фрагменты (Щербак, Жданова, 1985).

Увеличение прироста сырой биомассы в варианте I, отсутствие прироста и даже снижение биомассы в контроле свидетельствуют об активном выедании токсичного *Microcystis aeruginosa* на стадии нарастания популяции до формирования крупных колоний и скоплений. Заслуживает также внимания позитивная, значительно более сильная, чем в контроле, июньская реакция синезеленых (табл. 3), факти-

ТАБЛИЦА 5

Изменение содержания хлорофилла

Показатель	Дата	Контроль	Вариант I	Вариант II
Отношение хлорофилл *c*/хлорофилл *a*	15 V	0.11	0.11	0.12
	16 V	0.10	0.18	0.22
Содержание хлорофилла *a* на 1 клетку, мкг $\cdot 10^{-6}$	15 V	2.4	1.5	2.7
	16 V	2.1	1.6	1.1

чески целиком представленных анабенами. Известно, что макроскопические размеры, неудобная форма колоний и выделение отпугивающих экзометаболитов делают представителей рода *Anabaena* непригодными для питания большинства ракообразных. Однако рачки, коловратки, крупные инфузории, в том числе Nassula aurea, входящая в состав летнего планктона Волжского плеса (Мамаева, 1979), потребляют фрагменты их нитей (Семенова, 1974; Садчиков, 1980; Starkweather, 1981; Ostrofsky et al., 1983; Canter et al., 1990; James, Forsyth, 1990). В июне в водохранилище потреблению животными фрагментов нитей анабен способствовала ширина трихомов, составлявшая 6—11 мкм. Заметим, что зоопланктон может подавлять нарастание водорослей, способных использовать атмосферный азот, к которым принадлежат анабены, опосредованно — через выделение аммония, угнетающего азотфиксацию (Burns, 1987).

Мелкий коловраточный зоопланктон, господствовавший в планктоне водохранилища в мае, негативно и в равной степени воздействовал на прирост сырой биомассы альгоценоза и группы диатомовых: в обоих случаях в варианте II исследуемый показатель был в 2.4 раза выше, чем в контроле (табл. 3). В этот период 87 % общей биомассы слагала мелкая, одиночно живущая, центрическая диатомовая водоросль *Stephanodiscus hantzschii*, которая, надо полагать, и потреблялась мелкоразмерным зоопланктоном: прирост ее биомассы в варианте II почти втрое превышал таковой в контроле. В то же время коловратки влияли на развитие водорослей и положительно, например, крупной диатомовой *Diatoma tenuis*, тем самым усиливая положительный эффект макрозоопланктона (табл. 4). Усиление микрозоопланктоном стимулирующего эффекта макрозоопланктона в отношении диатомовых и фитопланктона в целом наблюдалось летом, в июне. При этом мелкие животные негативно влияли на прирост биомассы зеленых водорослей, что проявлялось и в дальнейшем (табл. 3).

Следует обратить внимание на различное влияние зоопланктона на прирост сырой биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла *a* (табл. 3). Так, в мае в варианте II прирост концентрации пигмента был ниже, чем в контроле, а прирост биомассы — выше. Это связано с разным физиологическим состоянием фитопланктона в контроле и варианте II, показателем чего является содержание хлорофилла. В варианте II оно ухудшилось, о чем свидетельствует возрастание величины отношения хлорофилл *c*/хлорофилл *a* (хл. *c*/хл. *a*) в 1.8 раза, снижение содержания хлорофилла *a* в расчете на клетку (хл. *a*/кл, мкг $\cdot 10^{-6}$) в 2.5 раза и стабильность этих показателей в контроле (табл. 5).

Летом (за одним исключением) в вариантах по сравнению с контролем прирост концентрации пигмента увеличивался, а биомассы уменьшался. Причина несоответствия иная, чем весной. В вариантах, особенно во II, значительно выросла доля (% от общей биомассы) богатых хлорофиллом *a* зеленых водорослей, тогда как в контроле она увеличивалась мало, а в августе даже снизилась (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Доля биомассы зеленых водорослей от общей биомассы, %

Дата	Контроль	Вариант I	Вариант II
12 VI	7.1	8.6	4.8
13 VI	8.0	12.2	16.0
24 VII	5.0	6.5	3.9
25 VII	6.4	7.7	7.9
14 VIII	5.6	1.5	1.1
15 VIII	2.5	4.0	3.9

Зоопланктон снижал видовое разнообразие фитопланктона. Это следует из более существенного, чем в контроле, повышения индекса Маргалефа в обоих вариантах. Если в контроле (начало июля, август) повышение составляло в среднем 9.9 %, то в варианте I (июнь, начало июля, август) — 17.3, а в варианте II (май—август) — 16.5 (табл. 7).

По этим же данным проявляется различное влияние макро- и микрозоопланктона на видовое разнообразие фитопланктона в разное время. В мае и конце июля ведущая роль в этом процессе принадлежала исключительно микрозоопланктону: индекс Маргалефа увеличился только в варианте II, а в контроле и варианте I он уменьшился. В начале июля положение в целом не изменилось: в варианте II индекс Маргалефа вырос на 17.9 % против 8 и 6.2 % соответственно в контроле и в варианте I. В августе на видовое разнообразие влияли преимущественно крупные беспозвоночные: в варианте I индекс Маргалефа вырос на 40.1 %, в контроле и варианте II — соответственно на 11.8 и 46.3 %.

Летом влияние микрозоопланктона распространялось большей частью на зеленые и диатомовые водоросли. Через сутки в варианте II число видов в этих группах увеличилось в среднем в 1.6 и 1.7 раза соответственно, тогда как в группе синезеленых — в среднем в 1.2 раза (табл. 8).

Заметим, что в варианте II состав диатомовых пополнился одноклеточными формами, такими как *Stephanodiscus hantzschii*, *S. triporus* Genkal et Kuzmin, *S. agassizensis* Hákansson et Kling, *Nitzschia palea* Grun.

Водоем считается низкопродуктивным, если потребляется более 60 % первичной продукции, и высокопродуктивным, если потребление оценивается в 30 и менее процентов (Hillbricht-Iikowska, 1977). Например, потеря первичной продукции

ТАБЛИЦА 7

Значения индекса Маргалефа

Дата	Контроль	Вариант I	Вариант II
15 V	4.07	4.51	4.61
16 V	4.06	4.41	4.87
12 VI	5.08	4.43	4.54
13 VI	4.34	4.68	5.02
10 VII	5.12	4.98	4.03
11 VII	5.53	5.29	4.75
24 VII	4.73	4.28	4.00
25 VII	4.37	3.64	4.09
14 VIII	2.53	2.37	2.44
15 VIII	2.83	3.32	3.57

ТАБЛИЦА 8

Изменение числа видов у разных групп водорослей

Дата	Зеленые	Диатомовые	Синезеленые
12 VI	14	7	5
13 VI	18	9	6
10 VII	11	11	7
11 VII	22	12	7
14 VIII	9	4	2
15 VIII	14	11	3

фитопланктона за счет выедания зоопланктоном в оз. Балатон составляет в среднем 11.1 % (Tóth, 1980), в эстуарии р. Кариега (ЮАР) — 9.8 % при колебании от 1.4 до 57.8 % (Froneman et al., 2001), в оз. Шамплеин (США—Канада) — 22—139 % (Levin et al., 1999), в Восточной Шельде (Нидерланды) — 11 и 18 % (Tackx et al., 1990), в заливе Бохайвань (Китай) — 85—100 % (Zhang, Wang, 2000), в Токийском заливе — 3—11.9 % (Tsuda, Nemoto, 1988), в норвежских фьордах — 50—100 % (Verity, Vernet, 1992), в Балтийском море — 11 % (Пастернак и др., 1987).

По результатам данного исследования в Рыбинском водохранилище в случаях регистрации факта выедания прирост биомассы в контроле от прироста в варианте I составлял 45 и 30 % для фитопланктона в целом, 37 % (25 июля) — для диатомовых; 35, 6.5 и 15 % (соответственно 16 мая, 13 июня и 14 июля) — для синезеленых; 10.5, 22.5, 39.5 и 67 % (соответственно 16 мая, 11, 25 июля и 15 августа) — для зеленых. Следовательно, крупные зоопланктеры выедали 55 и 70 % (в среднем 62.5 %) прироста биомассы фитопланктона в целом, 63 % — диатомовых, 65, 93.5, 85 % (в среднем 81 %) — синезеленых, 89.5, 77.5, 60.5, 33 % (в среднем 68.5 %) — зеленых. В целом же выедание прироста сырой биомассы как фитопланктона в целом, так и отдельных его групп обычно превышало 60 %. Следует отметить, что в наибольшей степени потреблялся прирост синезеленых, особенно в июле при доминировании *Microcystis aeruginosa*. Доля потребления зеленых отчетливо снижалась с 90 % весной до 33 % в конце лета.

Выводы

1. В Рыбинском водохранилище суточный прирост биомассы фитопланктона в целом фактически постоянно находится под существенным влиянием макрозоопланктона. Весной и в конце лета это влияние положительное — в отсутствии крупных зоопланктеров прирост составлял в среднем всего 17 % от исходной биомассы против 51 % в натуральной воде. В разгар лета воздействие макрозоопланктона отрицательное — в отсутствии животных прирост биомассы водорослей доходил до 619 % от исходной биомассы, тогда как в контроле — только до 175 %.

2. Характер воздействия макрозоопланктона на прирост биомассы отдельных групп фитопланктона специфичен. В отношении диатомовых он такой же, как и в отношении фитопланктона в целом: положительный весной и в конце лета, когда при удалении животных прирост на 26 % ниже, чем в контроле, и отрицательный — в середине лета, когда в отсутствии животных прирост выше, чем в контроле, на 162 %.

3. Макрозоопланктон выедает в среднем 62.5 % прироста биомассы фитопланктона.

4. Микрозоопланктон существенно влияет на суточный прирост биомассы фитопланктона в целом только весной (отрицательно) и в начале лета (положительно), усиливая благоприятное воздействие крупного зоопланктона. Воздействие микрозоопланктона на прирост биомассы диатомовых сказывается отрицательно весной, на прирост зеленых водорослей — в начале и в середине лета.

5. Микрозоопланктон обедняет видовой состав фитопланктона, потребляя мелкие формы зеленых и диатомовых водорослей.

Благодарности

Выражаю благодарность И. К. Ривьер за предоставленные данные по зоопланктону.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А. Ф. Общие основы учения о биологической продуктивности водоемов // Гидробиол. журн. 1988. Т. 24. № 3. С. 40—51.

Елизарова В. А. Железо и кремний как факторы роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2000. № 2. С. 20—25.

Елизарова В. А., Королева М. Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 189—199.

Кожова О. М., Загоренко Г. Ф. К вопросу определения первичной продукции // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С. 295—298.

Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М., 1989. 128 с.

Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979. 149 с.

Никулина В. Н., Гутельмахер Б. Л. Взаимоотношения фито- и зоопланктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 229—235.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Пастернак А. Ф., Дриц А. В., Семенова Т. Н. и др. Оценка выедания фитопланктона Балтийского моря зоопланктоном весной 1984 года // Экосистемы Балтики в мае—июне 1984 г. По матер. 39-го рейса НИС «Акад. Курчатов». М., 1987. С. 343—369.

Садчиков А. П. Фито- и бактериопланктон мезотрофного озера и его потребление зоопланктоном. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 25 с.

Семенова Л. М. О питании Bosmina coregoni // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 3. С. 39—46.

Щербак В. И., Жданова Г. А. Влияние планктонных ракообразных на размеры колоний водорослей // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1985. № 67. С. 11—14.

Щербак В. И., Кузьменко М. И. Роль отдельных видов фитопланктона в формировании первичной продукции Киевского водохранилища // Вод. ресурсы. 1984. № 2. С. 173—178.

Brabrandt A., Faafeng B., Nilssen J. P. Can iron defecation from fish influence phytoplankton production and biomass in eutrophic lakes? // Limnol. Oceanogr. 1984. Vol. 29. N 6. P. 1330—1334.

Burns C. W. Insights into zooplankton-cyanobacteria interactions derived from enclousure studies // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 1987. Vol. 21. N 3. P. 477—482.

Canter H. M., Heaney S. J., Lund J. W. G. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula* // New Phytol. 1990. Vol. 114. N 2. P. 247—263.

Dagg M. S. Copepod grazing and the of phytoplankton in the northern Gulf of Mexico // Contin. Shelf Res. 1995. Vol. 15. N 11—12. P. 1303—1317.

Elser J. I., Carney H. I., Goldman C. R. The zooplankton—phytoplankton interface in lakes of contrasting trophic status: an experimental comparison // Hydrobiologia. 1990. N 200—201. P. 69—82.

Frey B. E., Small L. F. Recycling of metabolized iron by the marine dinoflagellate *Amphibium carterae* // J. Phycol. 1979. Vol. 15. P. 405—409.

Froneman P. W. Seasonal changes in zooplankton biomass and grazing in a temperate estuary. South Africa // Estuarine Coast. Shelf Sci. 2001. Vol. 52. N 5. P. 543—553.

Havens K. E., East T. L., Beaver J. R. Experimental studies of zooplankton – phytoplankton — nutrient interactions in a large subtropical lake (Lake Okeechobee, Florida, U.S.A.) // Freshwater Biol. 1996. Vol. 36. N 3. P. 579—597.

Hillbricht-Ilkowska A. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton // Pol. Ecol. Stud. 1977. Vol. 3. N 1. P. 3—98.
James M. R., Forsyth D. J. Zooplankton—phytoplankton interactions in a eutrophic lake // J. Plankton Res. 1990. Vol. 12. N 3. P. 455—472.
Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1975. Vol. 167. P. 191—194.
Levine S. N., Borchardt M. A., Braner M., Shambaugh D. A. The impact of zooplankton grazing on phytoplankton species composition and biomass in lake Champlain (USA—Canada) // J. Great Lakes Res. 1999. Vol. 25. N 1. P. 61—77.
Lund J. W. G., Kipling C., Le Cren E. D. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by countiting // Hydrobiologia. 1958. Vol. 11. N 2. P. 143—170.
Ostrofsky M. L., Jacobs H. G., Rowan J. Evidence for the production of extracellular herbivore deterrents by *Anabaena flos-aquae* // Freshwater Biol. 1983. Vol. 13. N 6. P. 501—506.
Reynolds C. S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge; London; New York; New Rochelle; Melbourne; Sydney, 1984. 384 p.
Schoenberg S. A. Short-term productivity responses of algae and bacteria to zooplankton grazing in two freshwater lakes // Freshwater Biol. 1990. Vol. 23. N 3. P. 395—410.
Starkweather P. L. Trophic relationship between the rotifer Brachionus calyciflorus and the blue-green *Anabaena flos-aquae* // Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. 1981. Vol. 21. Pt. 3. P. 1507—1514.
Sterner R. W. Herbivores' direct and indirect effects on algal populations // Science. 1986. Vol. 231. N 4738. P. 605—607.
Strom S., Strom M. W. Microplankton growth, grazing and community structure in the northern Gulf of Mexico // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. Vol. 130. N 1—3. P. 229—240.
Tackx M. L. M., Bakker C., Rijswijk P. van. Zooplankton grazing pressure in the oosterschelde (the Netherlands) // Neth. J. Sea Res. 1990. Vol. 25. N 3. P. 405—415.
Tóth G. L. Dializálo' zsákok használota a planktonikus algák és bakteriumok produkci ójának meghatározásalaban // Hidrol. közl. 1980. Vol. 60. N 12. P. 512—518.
Tsuda A., Nemoto T. Feeding of copepods on natural suspended particles in Tokyo Bay // J. Oceanogr. Soc. Jap. 1988. Vol. 44. N 5. P. 217—227.
Verity P. J., Vernet M. Microzooplankton grazing, pigments, and composition of plankton communities during late spring in two norwegian fiords // Sarsia, 1992. Vol. 77. N 3—4. P. 263—274.
Zhang W. C., Wang R. Микрозоопланктон и выедание им фитопланктона в заливе Бохайвань // Oceanol. Limnol. Sin. 2000. Vol. 31. N 3. P. 252—258. (на кит. яз.).

SUMMARY

A study of the effect of macro- and microzooplankton on the daily increment of the fresh biomass and the species diversity of phytoplankton in the Rybinsk Reservoir was carried out under natural conditions. Five experiments *in situ* were conducted in May—August 1989. The increment of the phytoplankton biomass on the whole and that of diatoms depend sufficiently on the macro- and microzooplankton during biological spring. The effect of macrozooplankton was generally positive: in its absence the increment of both phytoplankton and diatom biomass decreased more than by 60 %. It was, however, negative in the high summer: the absence of the macrozooplankton increased the increment of the phytoplankton and the diatom biomass by 65 and 29 % respectively. The macrozooplankton exerted negative effect on increment of the biomass of blue-green and green algae: its removal led to increase in the biomass increment by 48 and 60 % respectively. Microzooplankton depleted the species diversity of the phytoplankton by on small forms of green algae and diatoms.

УДК 582.26 : [551.312 + 526.325.2]
Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© Е. В. Лихошвай,[1] М. В. Усольцева,[1] Г. И. Поповская,[1] С. С. Воробьева,[1] Т. В. Никулина [2]

СПОРЫ ВИДОВ *AULACOSEIRA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ СОВРЕМЕННЫХ ВОДОЕМОВ И ОТЛОЖЕНИЙ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

Ye. V. LIKHOSHWAY, M. V. USOLTSEVA, G. I. POPOVSKAYA, S. S. VOROBYOVA, T. V. NIKULINA. SPORES OF *AULACOSEIRA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM RECENT WATERBODIES AND DEPOSITS OF DIFFERENT AGES

[1] Лимнологический институт Сибирского отделения РАН
664033 Иркутск, ул. Уланбаторская, 3
Факс (3952) 42-54-05
E-mail: yel@lin.irk.ru
[2] Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 3101193
E-mail: nikulina@ibss.dvo.ru
Поступила 17.04.2002
Окончательный вариант получен 27.01.2003

С помощью СЭМ изучены покоящиеся споры видов *Aulacoseira* (*Bacillariophyta*) из плиоценовых отложений Прикамья, из плиоценовых, плейстоценовых, голоценовых отложений и современного фитопланктона оз. Байкал, из миоценовых отложений и современного фитопланктона оз. Ханка и фитопланктона р. Амур. Результаты исследований показали, что наибольшей вариабельностью морфологических параметров обладают споры из плиоценовых отложений Байкала. Они, вероятно, представляли несколько видов *Aulacoseira*. Споры видов *Aulacoseira* из оз. Ханка и р. Амур отличаются от спор из оз. Байкал по количеству двугубых выростов.
Ключевые слова: *Aulacoseira*, *Bacillariophyta*, покоящиеся споры, морфологическая вариабельность, Байкал, Ханка, Амур, голоцен, миоцен, плиоцен, плейстоцен, современный фитопланктон.

Среди более чем 10 тыс. видов (Round, 1996) современных и ископаемых диатомовых водорослей стадии покоя, сопровождающиеся образованием спор, с достоверностью известны для немногих видов. Споры описаны у представителей родов *Chaetoceros* Ehr., *Detonula* Shütt, *Stephanopyxis* Ehr., *Leptocylindrus* Cl., *Rhizosolenia* Ehr., *Thalassiosira* Cl., *Aulacoseira* Thw. и др. (McQuoid, Hobson, 1996). В роде *Aulacoseira*, который включает около 60 современных и ископаемых видов, споры описаны у 3 современных видов — *A. italica* (Ehr.) Sim. (Müller, 1906; Crawford et al., 2003), *A. skvortzowii* Edlund, Stoermer, Taylor (Edlund et al., 1996) и *A. islandica* (O. Müll.) Sim. из оз. Ханка и р. Амур (Скворцов, 1929; Жузе, 1952; Баринова, Медведева, 1996) и 2 ископаемых видов — *A. bellicosa* (Héribaud) Sim. (Héribaud, 1903; Ehrlich, 1967; Jousé, Mukhina, 1975) и *Melosira hibschii* Reichert (Jousé, Mukhina, 1975). Помимо этого, в отложениях разного возраста начиная с миоцена отмечается присутствие покоящихся спор, видовая принадлежность которых либо не указывается, либо определяется как *A. islandica* или *A. bellicosa* и часто спорна.

Панцири покоящихся спор видов *Aulacoseira* отличаются от панцирей вегетативных клеток выпуклой лицевой частью створок, более грубой структурой, хорошо выраженной кольцевидной диафрагмой, при этом количество структурных элементов на единицу длины обычно соответствует таковому у вегетативных клеток. Створки спор различаются по высоте и направлению рядов ареол. Кроме покоящихся спор в осадках иногда можно встретить сферические панцири ауксоспор, которые являются результатом полового размножения особей вида.

Споры *A. italica* легко идентифицируются. Они обнаружены в типовом материале из миоценовых отложений в Италии (Santa Fiora, Tuscany) и встречаются вместе

с толстостенными створками вегетативных клеток вида. Споры в колониях прилежат друг к другу парами, их формирование происходит следующим образом: при 1-м митотическом делении образуются 2 смежные вегетативные клетки, в которых при 2-м делении формируются эпитеки покоящихся спор, примыкающие друг к другу лицевыми частями; при 3-м делении формируются гипотеки спор. В результате трех последовательных делений из одной материнской клетки получается 4 споры (Müller, 1906).

У ископаемого вида *Melosira hibschii* также обнаружены покоящиеся споры и толстостенные створки вегетативных клеток, которые сохранились в осадках (рис. 1, *1*).

Определение принадлежности спор видов *A. bellicosa* — *A. islandica* — *A. skvortzowii* имеет долгую и запутанную историю (табл. 1, рис. 1). Споры *Aulacoseira* были впервые обнаружены в миоценовых отложениях Центрального Французского массива (Héribaud, 1903) и описаны как вид *Melosira bellicosa* (рис. 1, *2*). Позднее его обнаружили также в верхнеплиоценовых отложениях того же региона (Ehrlich, 1967) (рис. 1, *3*) и в верхнеплиоценовых отложениях Черного моря (Jousé, Mukhina, 1975) (рис. 1, *4*). Впоследствии этот вид был переведен из рода *Melosira* Kütz. в род *Aulacoseira* (Simonsen, 1979).

Вид *A. islandica* был описан O. Müller (1906) как не образующий покоящихся спор. Впоследствии многие авторы приписывали к *A. islandica* как ископаемые, так и современные споры, обнаруженные в различных материалах. Возможно, это происходило из-за байкальского вида, который по морфологии створок вегетативных клеток сходен с *A. islandica* и образует споры. В одной из первых работ по фитопланктону оз. Байкал (Яснитский, 1930) данный представитель был неправильно определен как *A. italica*. В последующих работах байкальский вид описывался как *A. islandica*, наряду с ним приведен грубопанцирный вид *A. baicalensis* (Скабичевский, 1935; Яснитский, 1956). Б. В. Скворцов (Skvortzow, 1937) привел иллюстрации спор из оз. Байкал, отнесенных им к *A. baicalensis* (рис. 1, *5*). Позднее на байкальском материале был описан тип образования спор у *A. islandica*, отличный от *A. italica* (Скабичевский, 1953). У этого вида споры образуются в результате 3 последовательных делений. При 1-м митотическом делении образуются 2 смежные вегетативные клетки, при 2-м делении каждая из них формирует эпитеку будущей споры и примыкающую к ней лицевой частью сопутствующую створку редуцированного размера и с дегенеративным протопластом; при 3-м делении формируются гипотеки. При таком типе образования спор получается, что споры в колонии разделены двумя вегетативными клетками, и из одной материнской клетки образуются только 2 дочерние споры, а не 4, как у *A. italica* (Edlund et al., 1996).

С момента обнаружения в постплиоценовых отложениях европейской части России ископаемые споры часто относят к *A. islandica* (Покровская, Шешукова, 1939; Порецкий, 1939). Э. И. Лосева (1982) приводит описание спор *A. islandica* из верхнеплиоценовых отложений нижнего течения р. Камы, однако отождествляет их со спорами *A. bellicosa* по изображениям, приведенным в публикациях J. Héribaud (1903) и A. Ehrlich (1967).

Поскольку в оригинальном описании *A. islandica* споры для вида не были указаны, спорообразующую «*A. islandica*» из оз. Байкал выделили в новый вид *A. skvortzowii* (Edlund et al., 1996) (рис. 1, *6*). Осталось невыясненным, идентичны ли ему спорообразующие представители из оз. Ханка (Скворцов, 1929; Жузе, 1952; Скабичевский, 1953; Баринова, Медведева, 1996) (рис. 1, *7*, *8*) и р. Амур (Баринова, Медведева, 1996) (рис. 1, *8*). Спороподобные образования у *A. islandica* были отмечены в современном фитопланктоне оз. Ванерн (Швеция) (Cleve-Euler, 1951) (рис. 1, *11*).

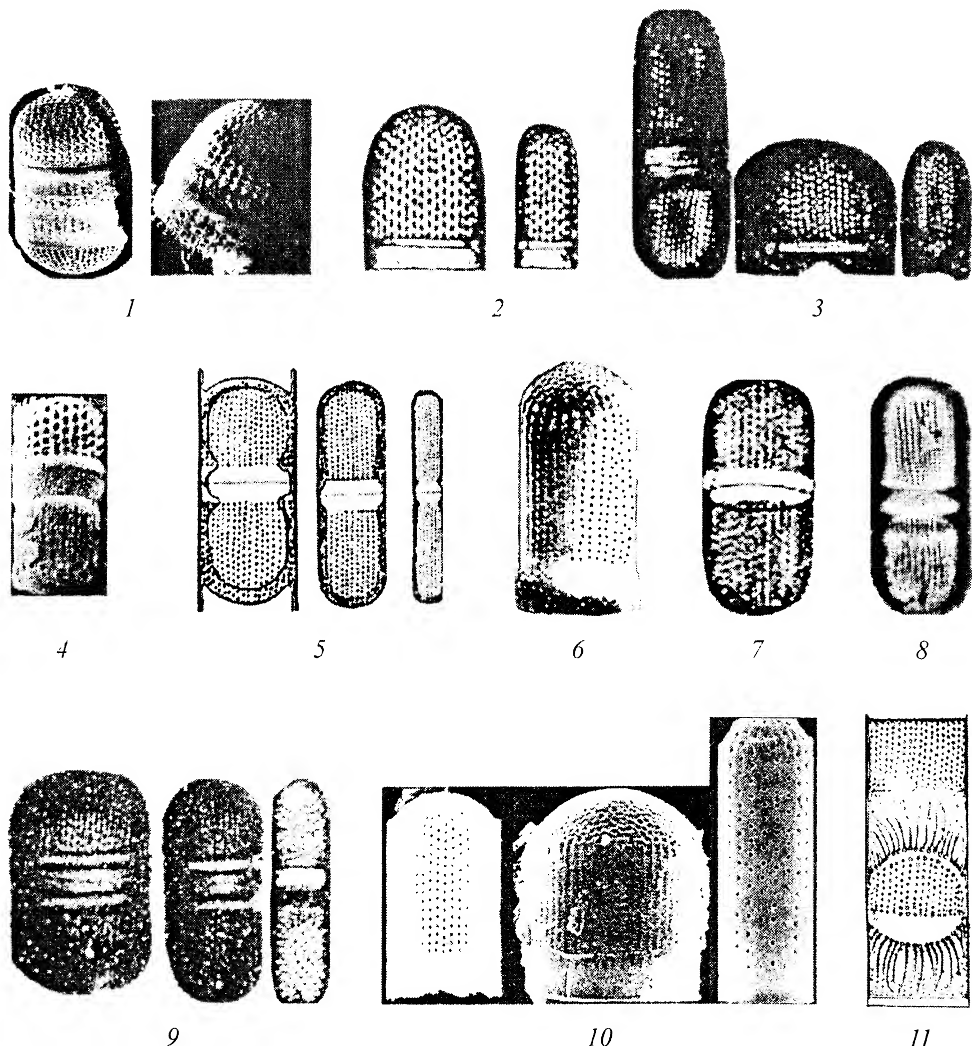


Рис. 1. Споры видов *Aulacoseira* (*Melosira*).

1 — покоящаяся и прорастающая споры *M. hibschii* (Jousé, Mukhina, 1975: pl. 12, figs 6, 7); *2* — *M. bellicosa* (Héribaud, 1903: pl. 12, fig. 23); *3* — *Melosira bellicosa* (Ehrlich, 1967: figs 23, *a*, *b*); *4* — *M. bellicosa* (Jousé, Mukhina, 1975: pl. 12, fig. 12); *5* — споры *Aulacoseira* из оз. Байкал, определенные как споры *M. baicalensis* (Skvortzow, 1937: pl. 1, figs 6, 7, 12); *6* — спора *A. skvortzowii* из оз. Байкал (Edlund et al., 1996: fig. 14); *7* — спора *M. islandica* (Жузе, 1952: табл. 4, рис. 3); *8* — спора *A. islandica* из оз. Ханка и р. Амур (Баринова, Медведева, 1996: табл. IX, рис. 1); *9* — споры *Aulacoseira* из межледниковых отложений разреза Домново Калининградской обл. (Логинова, 1979: табл. III, рис. 8—10); *10* — споры *Aulacoseira*, приведены как ауксоспоры (Bradbury, 1991: pl. 1, figs. 7, 8, 10); *11* — спора *M. islandica* ssp. *vänernsis* (Cleve-Euler, 1951: fig. 14n).

Вероятно, спорообразующие виды *Aulacoseira* в плейстоцене имели широкое распространение. Они были обнаружены также в отложениях Калининградской обл. (Логинова, 1979) (рис. 1, *9*) и Калифорнии (Bradbury, 1991) (рис. 1, *10*).

Наличие толстостенных кремнеземных панцирей позволяет спорам хорошо сохраняться в донных отложениях в течение миллионов лет. Споры наблюдаются в отложениях разного возраста, часто входят в состав комплексов доминирующих видов диатомей (Лосева, 1982, 2000; Bradbury et al., 1994; Likhoshway, 1999). Важ-

ТАБЛИЦА 1

Морфологические параметры спор *Aulacoseira* (по литературным данным)

Название вида в источнике	Локализация и время существования	Признаки				Ссылка
		высота, мкм	диаметр, мкм	число рядов ареол в 10 мкм	число ареол в 10 мкм ряда	
Melosira bellicosa	Миоценовые отложения Франции	12—18	5—18	10—11	7—8	Héribaud, 1903
M. bellicosa	Позднеплиоценовые отложения Франции	10—20	6—20	10—12	—	Ehrlich, 1967
M. bellicosa	Позднеплиоценовые отложения Черного моря	7—10	8—10	—	—	Jousé, Mukhina, 1975
M. hibschii	То же	15	18—20	—	—	Jousé, Mukhina, 1975
Aulacoseira islandica	Позднеплиоценовые отложения Прикамья	15—25	3.5—13.5	14—15	12—20	Лосева, 1982
Aulacoseira auxsospores?	Плейстоценовые отложения оз. Туле (Калифорния)	17.5—28.2	7.3—14.3	10—12.9	7.3—15.8	Bradbury, 1991
M. islandica f. *recta*	Фитопланктон оз. Ханка	18	16	15	12	Скворцов, 1929
M. islandica subsp. *helvetica*	Фитопланктон оз. Байкал (Баргузинский зал.)	12—21	9—13.5	13.3—14.4	10.7—13.5	Скабичевский, 1935
M. islandica	Фитопланктон оз. Байкал	10.3—18.2	5.4—14.4	10.8—11.2	14—17	Скабичевский, 1953
M. islandica subsp. *helvetica*	То же	—	6.5—16.5	—	—	Кожова и др., 1982
A. skvortzowii	» »	12.9—24.2	5.2—18.7	12—16.2	11.8—16.5	Edlund et al., 1996

ность спор определяется тем, что они используются при биостратиграфии донных отложений и проведении палеоклиматических и палеолимнологических реконструкций. Целью данной работы является сравнение морфологии спор видов *Aulacoseira* из различных водоемов и донных отложений разного возраста и сопоставление полученных данных с литературными.

Материал и методика

Были исследованы следующие материалы: миоценовые отложения оз. Ханка (коллекция Жузе); нижнеплиоценовые отложения оз. Байкал, BDP-96, глубина 193.1 м, возраст около 5 млн лет (Коллектив..., 1998); верхнеплиоценовые отложения нижнего течения р. Камы, образцы 52, 53, глубина 7.2—4.2 м (Лосева, 1982); плейстоценовые отложения оз. Байкал, подводный Академический хр., станция 18, глубина 5 м, возраст 120 тыс. лет (Грачев и др., 1997; Grachev et al., 1998; Likhoshway, 1999); голоценовые отложения Байкала, керн 285-К3, глубина 1.7 м, возраст 8 тыс. лет (Безрукова и др., 1991); фитопланктон Чивыркуйского залива Байка-

ла (28 октября 1988 г., 18 октября 1998 г., 7 июля 1999 г.); фитопланктон Посольского сора Байкала (13 августа 1973 г.); пробы из седиментационных ловушек, установленных в Средней котловине открытого Байкала (Грачев и др., 1996), осаждающийся материал собирался круглогодично с сентября 1989 по июль 1990 г.; фитопланктон оз. Ханка (22 марта 1993 г., 11 сентября 1997 г.) и р. Амур (18 и 28 марта 2001 г.).

Качественные пробы фитопланктона отбирали большой сетью Джеди из шелкового сита № 70 (6000—6500 ячеек на 1 см^2). Собранный материал фиксировали 70—80 %-м этанолом, для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) обрабатывали 30 %-й перекисью водорода при 75 °С в термостате в течение 3 ч, после чего оставляли на ночь в выключенном термостате, затем отмывали дистиллированной водой с последующим центрифугированием и наносили каплю с материалом на столик, напыляли золотом в вакуумной установке SDC 004 (Balzers). Образцы исследовали с помощью микроскопа Philips SEM 525M. У 100 створок из каждой пробы при увеличении в 3—5 тыс. раз измеряли такие морфологические параметры, как высота, диаметр створки, число рядов ареол в 10 мкм, число ареол в 10 мкм ряда. Для изучения тонкой структуры внутренней поверхности панцирей споры разрушали в капле с материалом между 2 покровными стеклами, которые затем разъединяли и приклеивали к столику для СЭМ. Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Excel.

Результаты

По данным изучения морфологии спор, из разных проб с помощью (СЭМ) (табл. I—IV) и измерения морфологических параметров каждого экземпляра проведен кластерный анализ и построена диаграмма в координатах «плотность ареол в 100 мкм^2» и «соотношение высота/диаметр створки» (рис. 2). Из диаграммы следует, что споры из нижнеплиоценовых отложений Байкала имеют самое широкое распределение (рис. 2, *А*) и принадлежат к нескольким видам (табл. I). Исследованные споры группируются в 2 кластера: 1-й — створки с высоким загибом и редким расположением ареол; 2-й — створки с коротким загибом и частым расположением ареол (рис. 2, *А*). Кроме спор, имеющих мало морфологических признаков (табл. I, *1—4*), встречаются споры с пучком тонких кремнеземных выростов в центре лицевой поверхности створки (табл. I, *5—7*), «спороподобные» панцири с шипами на границе лицевой части и загиба (табл. I, *8*) и споры, сходные с *A. hibschii* (табл. I, *10*). Створки одной споры могут отличаться по строению (табл. I, *9*): ареолы на одной створке крупные и распределены редко, на другой — ареолы более мелкие и расположены более плотно (соответственно 72 и 112 ареол на 100 мкм^2 поверхности загиба створки).

Кластер (3) спор из верхнеплиоценовых отложений Прикамья (рис. 2, *Б*) отличается от кластеров спор из плиоценовых отложений Байкала, но практически совпадает с кластерами спор из голоценовых отложений Байкала (рис. 2, *Г*) и из современного фитопланктона открытой части озера (рис. 2, *Е*). Споры имеют сходное строение (табл. II, *1—11*). Поскольку споры из современного фитопланктона Среднего и Южного Байкала не отличались друг от друга, они объединены в один кластер, представляющий открытый Байкал. Кластер спор из плейстоценовых отложений Байкала (рис. 2, *В*) совпадает с кластером (1) спор из нижнеплиоценовых отложений озера (рис. 2, *А*). В этот кластер входят споры, у которых створки с высоким загибом и редко расположенными ареолами (табл. II, *5—8*). Споры из Чивыркуйского

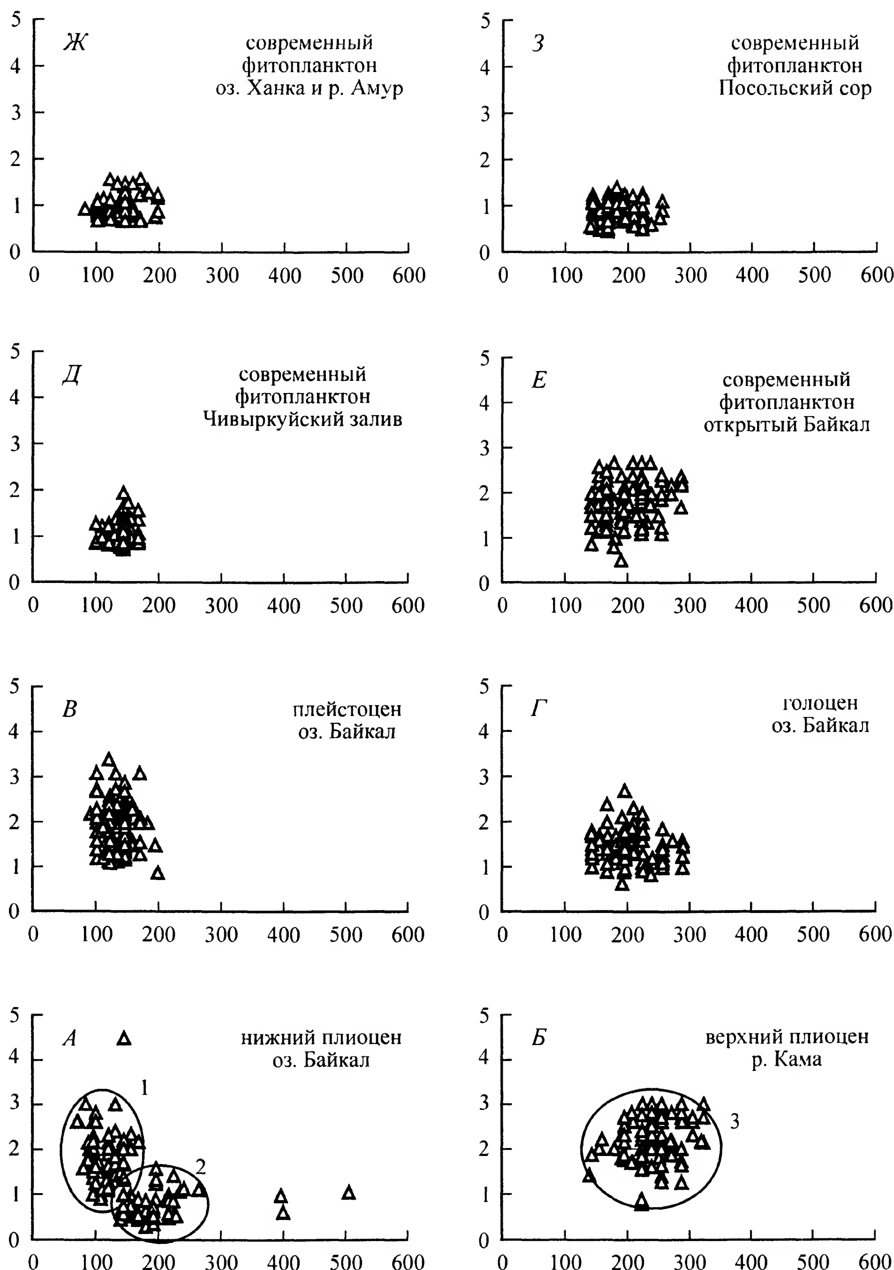


Рис. 2. Распределение спор *Aulacoseira* в исследованных пробах в координатах: плотность ареол на 100 мкм^2 и соотношение высота/диаметр створки.

залива оз. Байкал формируют компактный кластер (рис. 2, *Д*), который объединяет представителей летнего и осеннего планктона, находящихся на разных стадиях жизненного цикла — прорастания спор и ауксоспор (табл. II, *12—14*). Этот кластер находится в пределах границ «плейстоценового» или нижнеплиоценового кластеров (1) из байкальских отложений. Следует отметить, что кластер спор из Посольского сора (рис. 2, *З*) полностью с «чивыркуйским» не совпадает и сдвинут в сто-

рону увеличения плотности ареол, хотя оба залива находятся на восточном берегу озера.

Споры *A. islandica* из фитопланктона оз. Ханка (рис. 2, *Ж*; табл. III, *1—6*) как по соотношению высота/диаметр створки, так и по плотности ареол аналогичны спорам из Чивыркуйского залива оз. Байкал. Встречаются споры с несколькими выростами в центре лицевой поверхности створки (табл. III, *6*), сходные со спорами из плиоценовых отложений оз. Байкал (табл. I, *5—7*). Споры *A. islandica* из р. Амур (табл. III, *7—9*) идентичны спорам из оз. Ханка (табл. III, *1—3*). Споры с пучком тонких кремнеземных выростов не встречаются. Отличить споры с Дальнего Востока от байкальских и, в частности, от *A. skvortzowii* удалось по количеству и характеру расположения двугубых выростов (табл. IV). Для спор *A. islandica* из оз. Ханка и р. Амур их количество варьирует от 4 до 20 на створку, они рассеяны случайным образом по поверхности загиба (табл. IV, *5*). Согласно нашим данным, створки спор *A. skvortzowii* имеют 3—8 двугубых выростов. Они расположены хаотично по всему загибу створки (Edlund et al., 1996, fig. 16) (табл. IV, *7*, *8*).

Изучение образцов из миоценовых отложений оз. Ханка показало, что у *A. islandica* в миоцене споры отсутствовали. Это подтверждают ранее опубликованные данные (Жузе, 1952).

В табл. 2 представлены пределы варьирования морфологических параметров спор для всех исследованных проб. По сравнению с данными, опубликованными ранее и представленными в табл. 1, мы расширили пределы варьирования высоты створки, числа рядов ареол в 10 мкм на загибе створки и ареол в 10 мкм ряда для спор из плейстоценовых отложений Прикамья. Споры из всех исследованных проб существенно отличаются от *A. bellicosa* по числу рядов ареол в 10 мкм на загибе створки и по числу ареол в 10 мкм ряда.

Оценка коэффициентов вариации морфологических параметров спор (рис. 3) показала, что наиболее вариабельным признаком является диаметр створки (коэф-

ТАБЛИЦА 2

Пределы варьирования морфологических параметров спор *Aulacoseira* из отложений разного времени формирования и современного фитопланктона

Время существования	Локализация	Высота створки, мкм	Диаметр створки, мкм	Число рядов ареол в 10 мкм	Число ареол в 10 мкм ряда
Верхний плиоцен, 3—1.8 млн лет назад	Прикамье	11—25	4.5—11	10—20	10—19
Нижний плиоцен, 5 млн лет назад	Байкал	5—16	5—23	10—20	8—23
Плейстоцен, 120 тыс. лет назад	»	13—27	5.4—18	9—14	7—14
Голоцен, 8 тыс. лет назад	»	7—19	5—12	12—16	12—18
Современный фитопланктон	Средний Байкал	11.5—22	6.5—16	12—16	12—18
Современный фитопланктон	Южный Байкал	11—23	5—17	12—18	12—18
Современный фитопланктон	Чивыркуйский залив Байкала	11—21	7—22	12—16	10—16
Современный фитопланктон	Посольский сор Байкала	8—14	10—20	12—16	11—16
Современный фитопланктон	Оз. Ханка	9—22	6—26	9—16	9—17
Современный фитопланктон	Р. Амур	9—18	9—20	10—14	10—17

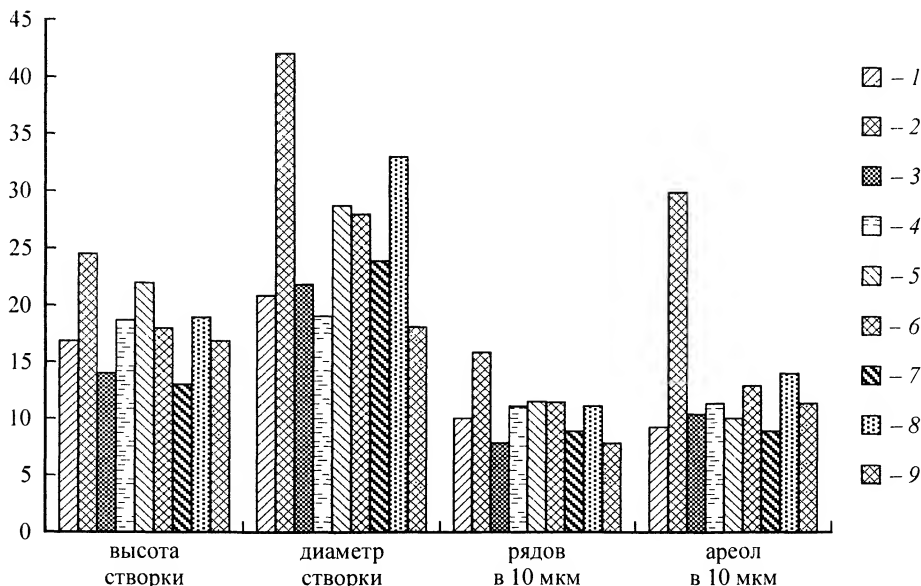


Рис. 3. Коэффициенты вариации морфологических параметров спор видов *Aulacoseira* в исследованных пробах, % (по оси ординат).

1 — плиоцен, Кама; *2* — плиоцен, Байкал; *3* — плейстоцен, Байкал; *4* — голоцен, Байкал; *5* — фитопланктон, открытый Байкал; *6* — фитопланктон, Чивыркуйский залив; *7* — фитопланктон, Посольский сор; *8* — фитопланктон, Ханка; *9* — фитопланктон, Амур.

фициент Cv от 19 до 42 %). Это указывает на то, что споры образуются на разных стадиях жизненного цикла — как молодыми клетками с большим диаметром, так и старыми с малым диаметром створок. Наименее вариабельным признаком является число рядов в 10 мкм. Панцири спор из плиоценовых отложений оз. Байкал по всем морфологическим параметрам являются наиболее вариабельными. Эти данные согласуются с результатами кластерного анализа (рис. 2, *А*).

Обсуждение

На важность изучения ультраструктуры для разработки новой филогенетической классификации центрических диатомовых водорослей обращали внимание многие авторы (Ross, Sims, 1973; Simonsen, 1979; Глезер, 1981; Николаев, 1984; Round, Crawford, 1984). Морфологические признаки, использованные в данной работе (высота загиба створки, ее диаметр, число рядов ареол в 10 мкм и число ареол в 10 мкм ряда), считаются таксономически важными для видов *Aulacoseira*. Данные признаки определяются с помощью световой микроскопии и включены в диагнозы видов рода (Диатомовые..., 1992; Round et al., 1990). Анализ литературных (табл. 1) и оригинальных (табл. 2) данных показывает, что пределы варьирования высоты и диаметра створок перекрываются у спор из всех изученных проб. По двум другим признакам перекрывание пределов варьирования наблюдается не всегда. По числу рядов ареол в 10 мкм *A. bellicosa* (10—12 рядов) отличается от спор *A. skvortzowii* (12—16.2; Edlund et al., 1996) и от спор из пелагиали Южного Байкала (12—18), Среднего Байкала, Чивыркуйского залива, Посольского сора и голоценовых отложений оз. Байкал (12—16 рядов). Споры *A. bellicosa* из миоценовых отложений Франции отличаются от спор из всех исследованных образцов малым числом ареол

в 10 мкм ряда и узкими границами варьирования этого признака (7—8). Перекрывание границ варьирования этого признака наблюдается только у спор *Aulacoseira* из плейстоценовых отложений Калифорнии (7.3—15.8 ареол), из плейстоценовых (7—14) и плиоценовых (8—23) отложений Байкала. Эти данные, на наш взгляд, достаточны, чтобы не отождествлять *A. bellicosa* со спорами других видов.

Споры в нижнеплиоценовых отложениях Байкала принадлежали к нескольким близкородственным видам. Об этом свидетельствуют данные электронной микроскопии (табл. I), результаты кластерного анализа (рис. 2, *А*), максимальные значения коэффициентов вариабельности всех морфологических параметров (рис. 2). В то же время в верхнеплиоценовых отложениях Прикамья такого разнообразия не наблюдалось, все представители формировали один кластер (рис. 2, *Б*) и имели сходную морфологию. Также однообразны споры из отложений плейстоцена, голоцена оз. Байкал и из современного фитопланктона Байкала, его заливов и оз. Ханка. Но кластеры этих представителей в координатах (плотность ареол в 100 мкм^2 и высота/диаметр створки) имеют разные очертания и положение, т. е. друг от друга отличаются.

В Байкале споры из плейстоценовых отложений имеют морфологические черты представителей кластера (1) спор из нижнего плиоцена. Основные морфологические признаки спор *A. skvortzowii* открытого Байкала сформировались в голоцене. Вероятно, их «предшественниками» были споры кластера (2) (рис. 2). За 5 млн лет с начала плиоцена видовой состав диатомовых водорослей менялся в Байкале несколько раз, одни виды вымирали, другие исчезали из пелагиали на десятки тысяч лет, затем вновь занимали доминирующие позиции, но уже с другими сопутствующими видами (Bradbury et al., 1994; Grachev et al., 1998; Likhoshway, 1999). Современный комплекс диатомей пелагиали Байкала сформировался в голоцене (Безрукова и др., 1991), данные настоящего исследования также свидетельствуют об этом. Однако начало формирования диатомовой флоры Байкала, котловины которого стали образовываться в начале миоцена, 25—27 млн лет назад (Мац, 1995), следует отнести к верхнему миоцену—раннему плиоцену. Озеро пра-Ханка существовало уже в миоцене (Никольская, 1952). А. П. Жузе (1952: 232), изучив комплекс ископаемых диатомей оз. Ханка, отмечала, что «*Melosira* пра-Ханка представлена исключительно вегетативными клетками, тогда как в современных илах преобладают споры». Изучив материалы из ее коллекции, мы подтверждаем, что в миоценовых отложениях оз. Ханка споры не встречаются. Это доказывает, что они появились позднее миоцена. В плиоценовых комплексах Приморья в районе с. Голенки А. И. Моисеева отмечала наличие спор *Melosira praeislandica f. praeislandica*, однако, по нашему мнению, в ее работе (Моисеева, 1971, табл. XIV, *6*) изображена прорастающая ауксоспора.

На рис. 4 приведены местонахождения ископаемых спор *Aulacoseira* и современных видов *A. skvortzowii* и *A. islandica*, не образующих покоящиеся споры, в осадках разного возраста различных водоемов мира. Самыми древними спорами, на наш взгляд, следует считать споры *A. bellicosa* из миоценовых отложений Франции (Héribaud, 1903) (рис. 4, *А*). Спорообразующие виды *A. bellicosa* — *A. islandica* — *A. skvortzowii* имели широкое географическое распространение в плиоцене—плейстоцене (рис. 4, *Б*, *В*). При последнем глобальном оледенении Северного полушария в плейстоцене произошло образование Панарктического ледового щита, приведшего к исчезновению многих водоемов. Активное таяние ледников привело к образованию подпрудных озер огромных размеров, простирающихся с запада на восток (Гросвальд, 1983). Эти события приводили к исчезновению одних видов диатомей вместе с водоемами, которые они населяли, и к более широкому

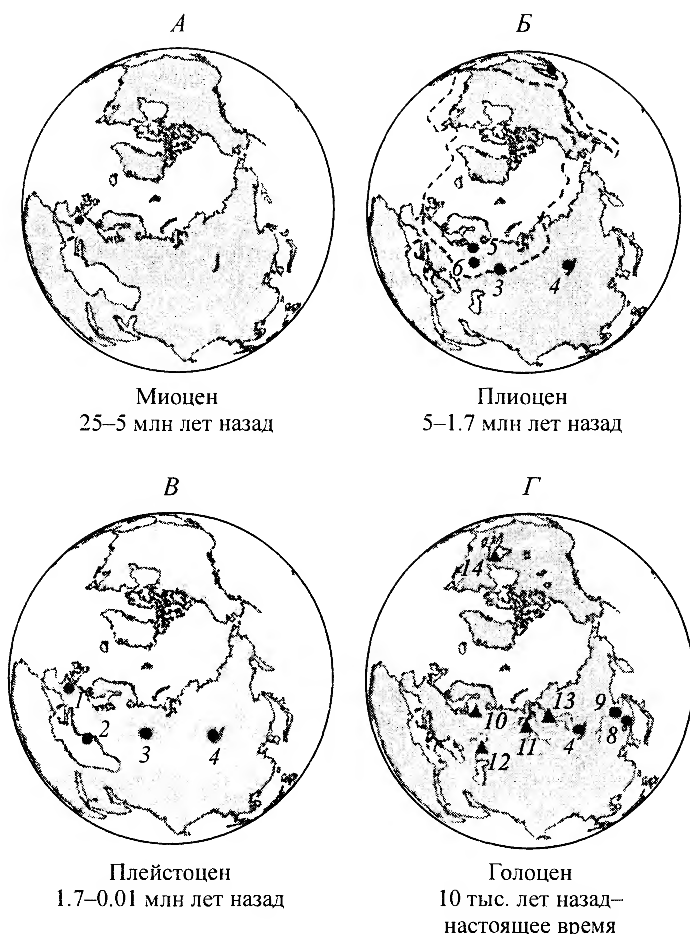


Рис. 4. Нахождение спор *Aulacoseira* (•) в осадках разного времени формирования и не образующей споры *A. islandica* (▲) в современных водоемах Северного полушария.

А — миоцен: *1* — отложения Франции (Héribaud, 1903); *Б* — плиоцен: *1* — отложения Франции (Ehrlich, 1967), *2* — отложения Черного моря (Jousé, Mukhina, 1975), *3* — Прикамье (Лосева, 1982), *4* — оз. Байкал (ориг. данные); *В* — плейстоцен: *5* — отложения в районе Петрозаводска (Порецкий, 1939), *6* — разреза Домново (Калининградская обл.) (Логинова, 1979), *3* — Прикамье (Лосева, 2000), *4* — оз. Байкал (ориг. данные), *7* — оз. Туле (Калифорния) (Bradbury, 1991); *Г* — голоцен: *4* — отложения оз. Байкал (Безрукова и др., 1991), фитопланктон Байкала (Скабичевский, 1935; Генкал, Поповская, 1990, Edlund et al., 1996), *8* — оз. Ханка (Скворцов, 1929; Жузе, 1952; Скабичевский, 1953; ориг. данные), *9* — р. Амур (Баринова, Медведева, 1996; ориг. данные), *10* — Ладожское оз. и р. Нева (Трифонова и др., 2001), *11* — р. Обь (Науменко, 1995), *12* — р. Волга (Корнева, 1990), *13* — р. Енисей (Скабичевская, 1984), *14* — Великие американские озера (Stoermer et al., 1981). (- - - -) — границы последнего Панарктического ледникового покрова (по Гросвальду, 1983).

расселению видов из других водоемов. На этом фоне происходила эволюция спорообразующих видов *Aulacoseira* в Северном полушарии. Отсутствие сплошного оледенения в озерах Байкал и Ханка в плейстоцене способствовало сохранению в них эндемичных видов.

Согласно литературным данным, ни в Европе, ни в Северной Америке, хорошо изученных в альгологическом отношении, споры *A. islandica* в современных водоемах не обнаружены. Эти факты позволяют предполагать, что вид в прошлом обладал способностью образовывать покоящиеся споры, но со временем ее утратил в европейской части материка и сохранил в азиатских водоемах, таких как озера

Байкал и Ханка и р. Амур, либо от спорообразующего вида отделился современный вид *A. islandica*, который споры не образует, а имеет другой более «продвинутый» адаптивный признак — формирование зимних толстостенных панцирей (Stoermer et al., 1981). Последующая географическая изоляция вида в этих двух озерах привела к накоплению морфологических изменений, в частности изменению количества и характера расположения двугубых выростов.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Э. И. Лосевой (Институт геологии Коми РАН) за предоставление проб из верхнеплиоценовых отложений Прикамья; Е. И. Поляковой (МГУ) за предоставление проб миоценовых отложений из коллекции А. П. Жузе; Т. И. Земской, А. И. Таничеву (Лимнологический институт СО РАН) за отбор проб фитопланктона из оз. Байкал; Д. Н. Юрьеву (Институт водных и экологических проблем, г. Хабаровск) за помощь в отборе проб из р. Амур; а также А. С. Иванову и Ю. А. Давыдовой (Лимнологический институт СО РАН) за помощь в изготовлении микрофотографий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48991).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С., *Медведева Л. А.* Атлас водорослей — индикаторов сапробности. Владивосток, 1996. 364 с.

Безрукова Е. В., *Богданов Ю. А.*, *Вильямс Д. Ф.* и др. Глубокие изменения экосистемы Северного Байкала в голоцене // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321. № 5. С. 1032—1037.

Генкал С. И., *Поповская Г. И.* Особенности морфологии спор и ауксоспор и биологии *Aulacoseira islandica* (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. Инф. бюл. 1990. № 89. С. 3—7.

Глезер З. И. К разработке новой классификации диатомовых водорослей // Систематика эволюции, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований. Киев, 1981. С. 108—110.

Грачев М. А., *Лихошвай Е. В.*, *Колман С. М.*, *Кузьмина А. Е.* Измерение потока седиментации диатомей в озере Байкал с помощью автоматических ловушек // Докл. РАН. 1996. Т. 350. № 1. С. 87—91.

Грачев М. А., *Лихошвай Е. В.*, *Воробьева С. С.* и др. Сигналы палеоклиматов верхнего плейстоцена в осадках озера Байкал // Геология и геофизика. 1997. Т. 38. № 5. С. 957—980.

Гросвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М., 1983. 216 с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Отв. ред. И. В. Макарова. СПб., 1992. Т. II. Вып. 2. 126 с.

Жузе А. П. К истории диатомовой флоры оз. Ханка // Матер. по геоморфологии и палеографии СССР. М., 1952. С. 226—252.

Кожова О. М., *Шастина Н. А.*, *Каплина Г. С.* Размерные характеристики *Melosira islandica* subsp. *helvetica* O. Müll. из озера Байкал // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. № 1. С. 14—18.

Коллектив участников проекта «Байкал-бурение». Непрерывная запись климатических изменений в отложениях оз. Байкал за последние 5 млн лет // Геология и геофизика. 1998. Т. 39. № 2. С. 139—156.

Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 159—175.

Логинова Л. П. Палеография Лихвинского межледниковья Средней полосы Восточно-Европейской равнины. Минск, 1979. 137 с.

Лосева Э. И. Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. Л., 1982. 204 с.

Лосева Э. И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока. СПб., 2000. 211 с.

Мац В. Д. Развитие байкальской впадины: хронология трансформации зоогеографических барьеров // Тез. докл. на Второй Верещагинской конф. Иркутск, 1995. С. 260.

Моисеева А. И. Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Л., 1971. 152 с.

Науменко Ю. В. Водоросли фитопланктона реки Обь: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1995. 55 с.

Николаев В. А. К построению системы центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1468—1474.

Никольская В. В. Некоторые данные по палеогеографии озера Ханка // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1952. Вып. 51. С. 215—231.

Покровская И. М., Шешукова В. С. К вопросу о стратиграфическом положении петрозаводских морских подморенных отложений // Бюл. МОИП. Отд. геологии. 1939. Т. 47. С. 70—80.

Порецкий В. С. Загадка «Петрозаводского морского постплиоцена» К. А. Волоссовича // Изв. гос. географ. общ-ва. 1939. Т. 71. № 5. С. 167—179.

Скабичевская Н. А. Средне-позднечетвертичные диатомеи Приенисейского Севера. М., 1984. 155 с.

Скабичевский А. П. Наблюдения над планктоном Баргузинского залива оз. Байкал в летний период 1932—1933 // Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те. 1935. Т. 6. С. 191—203.

Скабичевский А. П. Об образовании спор у *Melosira islandica* // Докл. АН СССР. 1953. Т. 62. № 3. С. 671—674.

Скворцов Б. В. Диатомовые водоросли оз. Ханка // Матер. по изуч. водорослей Приморской губернии. Владивосток, 1929. Вып. 3. 398 с.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Видовой состав и биомасса фитопланктона притоков Ладожского озера и реки Невы // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 10—20.

Яснитский В. Н. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биологической станции за 1926—1928 гг. // Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те / Отв. К. Миротворцев. 1930. Т. 4. № 3—4. С. 85—101.

Яснитский В. Н. Фитопланктон Чивыркуйского залива оз. Байкал // Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те. 1956. Т. 16. Вып. 1—4. С. 121—138.

Bradbury J. P. The late Cenozoic diatom stratigraphy and paleolimnology of Tule Lake, Siskiyou Co. California // J. Paleolimnol. 1991. Vol. 6. P. 205—255.

Bradbury J. P., Bezrukova Ye. V., Chernyaeva G. P. et al. A synthesis of post-glacial diatom records from Lake Baikal // J. Paleolimnol. 1994. Vol. 10. P. 213—252.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar Fjärde Serien. 1951. Bd 2. N 1. P. 1—163.

Grawford R. M., Likhoshway Ye. V., Jahn R. Morphology and idenity of *Aulacoseira italica* and typification of *Aulacoseira* (*Bacillariophyta*) / Diatom Research. 2003. Vol. 18. N 3. P. 1—19.

Edlund M. B., Stoermer E. F., Taylor C. M. Aulacoseira skvortzowii sp. nov. (*Bacillariophyta*), a poorly understood diatom from Lake Baikal, Russia // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 165—175.

Ehrlich A. Etude de quelques gisements diatomiferes villafranchiens du basin du Puy // Bulletin de l'Association fracaise pour l'etude du Quanternaire. Paris, 1967. P. 293—304.

Grachev M. A., Vorobyova S. S., Likhoshway Ye. V. et al. A hight-resolution diatom record of the palaeoclimates of East Siberia for the last 2.5 My from Lake Baikal // Quaternary Science Reviews. 1998. Vol. 17. P. 1101—1106.

Héribaud J. Les Diatomées Fossiles D'Auvergne, 2nd Mem. // Librairie des Sciences Naturelles. Paris, 1903. P. 52—95.

Jousé A. P., Mukhina V. V. Diatom units and the paleogeography of the Black Sea in the late Cenozoic // Initial reports of the Deep Sea Drilling Project. 1975. V. XLII. Pt. 2. P. 903—945.

Likhoshway Ye. V. Fossil endemic centric diatoms from Lake Baikal. Upper Pleistocene complexes // Proc. 14th Intern. Diatom Symp. (Mayama, Idei et Koizumi, eds). Koenigstein, 1999. P. 613—628.

McQuoid M. R., Hobson L. A. Review. Diatom resting stages // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 889—902.

Müller O. Pleomorphismus Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira*-Arten // Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 1906. Bd 43. P. 49—88.

Ross R., Sims P. A. Observation on family and genetic limits in the Centrales // Beih. Nova Hedw. 1973. Hf 45. P. 97—130.

Round F. E. What characters define diatom genera, species and infraspecific taxa? // Diatom Research. 1996. Vol. 11. N 1. P. 203—218.

Round F. E., Crawford R. M. The lines of evolution of the *Bacillariophyta*. The centric series // Proc. Roy. Soc. London, 1984. II B. Vol. 221. P. 169—188.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—71.

Skvortzow B. W. Bottom diatoms from Olhon gate of Baikal lake, Siberia // Philippine J. Sci. 1937. Vol. 32. N 3. P. 293—377.

Stoermer E. F., Kreis R. G., Sisco-Goad L. A systematic, quantative and ecological comparison of *Melosira islandica* O. Müll. with *M. granulata* (Ehr.) Ralfs from the Laurentian Great Lakes // J. Great Lakes Reseach. 1981. Vol. 7. P. 345—356.

SUMMARY

Spores of *Aulacoseira* Thw. (*Bacillariophyta*) were studied by means of scanning electron microscopy. The material was taken from Pliocene deposits of the Kama River basin, Pliocene, Pleistocene and Holocene deposits and phytoplankton of Baikal Lake, Miocene deposits and phytoplankton of Hanka Lake, and phytoplankton of the Amur River. Results of the studies revealed the maximum variability of morphological parameters of the spores from Pliocene deposits of Lake Baikal, which probably presented several *Aulacoseira* species. Spores of *Aulacoseira* from Hanka Lake and the Amur River differ from those from Baikal Lake by number and locality of rimoportulae.

УДК 581.45 : 581.82 : 581.143.27 : 582.672 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© А. А. Паутов,[1, 2] В. А. Васильева[2]

КОРРЕЛЯЦИИ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ ЛИСТА У ГОМОКСИЛЯРНЫХ И ГЕТЕРОКСИЛЯРНЫХ РАСТЕНИЙ (ИНАДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ГЕТЕРОБАТМИЯ)

A. A. PAUTOV, V. A. VASILJEVA. CORRELATIONS BETWEEN THE LEAF STRUCTURE CHARACTERS IN HOMOXYLAR AND HETEROXYLAR PLANTS (INADAPTIVE EVOLUTION AND TESSELLATED EVOLUTION)

[1] Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники
199034, С.-Петербург, Университетская набережная, 7/9
E-mail: irina@IP3972.spb.edu
[2] Санкт-Петербургский государственный университет,
Биологический научно-исследовательский институт
198504, С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2
Поступила 02.06.2003

Сопоставлено строение, изменчивость и корреляции признаков листа у гомоксилярного (*Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc.) и гетероксилярного (*Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.) растений. Для троходендрона характерен высокий уровень связи с остальными тканями удельного объема полостей трахеид в ксилеме черешка, для эвптелеи — размера сосудов и относительной проводящей поверхности. Сделан вывод о том, что троходендрону свойственен инадаптивный тип организации водопроводящей ткани листа. Рассмотрен вопрос о поддержании структурно-функциональной целостности данного органа побега при изменении в ходе эволюции строения его ксилемы.
Ключевые слова: лист, *Trochodendron aralioides*, гетеробатмия, корреляция.

Организм как в онто-, так и в филогенезе представляет собой целостную систему (Шмальгаузен, 1969; 1982). Связь ее частей в индивидуальном развитии обеспечивают онтогенетические корреляции. Целостность меняющегося в эволюции организма отражают координации (филетические корреляции), появление которых нередко обусловлено онтогенетическими корреляциями. Так, топографические и динамические координации зачастую возникают соответственно на базе морфогенетических и эргонтических (функциональных) корреляций. Обозначенные связи могут быть выражены в разной мере. Их низкий уровень обусловливает независимую эволюцию структур и разный ее результат на пути прогрессивных или, напротив, регрессивных изменений. Вследствие этого возникает явление гетеробатмии, когда у организма сочетаются примитивные и продвинутые черты строения (Тахтаджян, 1966). Примечательно, что примитивными по своей организации могут оказаться чрезвычайно важные в функциональном отношении ткани. Хорошо известный пример — гомоксилярная древесина у некоторых двудольных растений, обладающих целым рядом продвинутых черт строения, в том числе специфичным для

них листом с широкой пластинкой и сетчатым жилкованием (Красилов, 1989). Преобразование такого листа в эволюции затрагивает среди прочих его тканей и ксилему (Васильев, 1988).

Данная работа посвящена выявлению на основе материалов по внутрикроновой изменчивости листьев особенностей корреляционной структуры их признаков у гомоксилярного (*Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc.) и гетероксилярного (*Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.) растений, оценке того, насколько интегрированы признаки ксилемы черешка в систему листа у бессосудистых растений.

Материал и методика

Изучены строение, изменчивость и корреляции между признаками пластинки и черешка у листьев с нескольких годичных побегов *T. aralioides* и *E. polyandra*. Роды, к которым принадлежат эти виды, занимают в филогенетических системах относительно близкое положение (Hutchinson, 1959; Takhtajan, 1997). Однако у представителей рода *Euptelea* в отличие от *T. aralioides* древесина более продвинутого типа и содержит сосуды. Привлечение *E. polyandra* нацелено прежде всего на по-

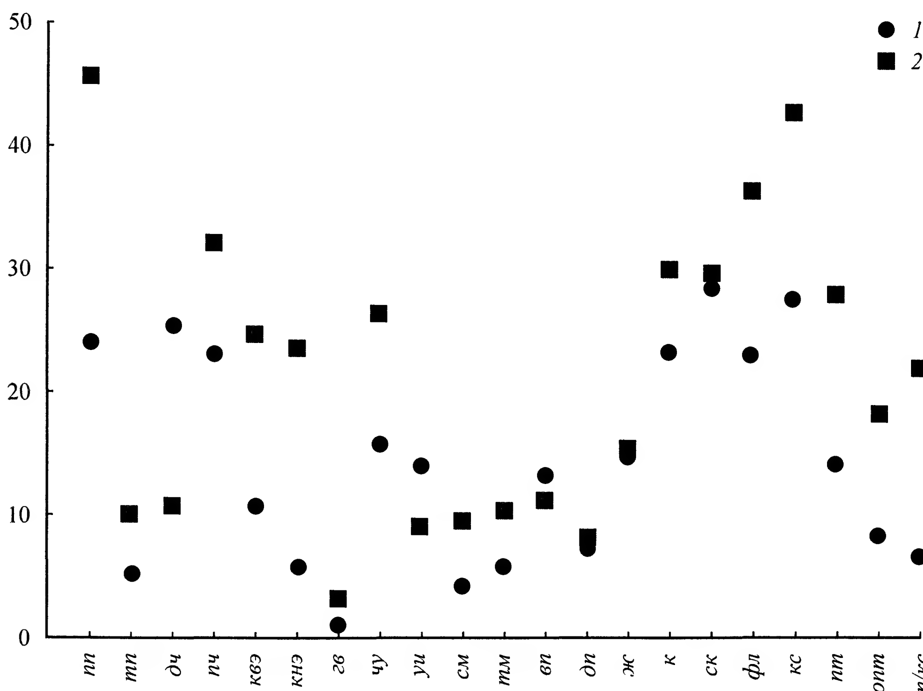


Рис. 1. Изменчивость признаков строения листа *Trochodendron aralioides* (*1*) и *Euptelea polyandra* (*2*).

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты вариации. Обозначения признаков. Морфологическое строение листа: *пп*, *тп* — площадь и толщина пластинки; *дч*, *пч* — длина и площадь поперечного сечения черешка. Строение эпидермы: *квэ*, *кнэ* — число клеток на 1 мм^2 верхней и нижней эпидермы; *гв* — число генераций клеток верхней эпидермы (Васильев, 1988); *чу*, *уи* — число устьиц на 1 мм^2 и устьичный индекс. Строение мезофилла: *см*, *тм* — число слоев мезофилла и его толщина; *вп*, *дп* — высота и диаметр клеток верхнего слоя столбчатой ткани; *ж* — плотность жилкования. Анатомическое строение черешка: *к*, *ск*, *фл*, *кс* — площадь коровой части, склеренхимы, флоэмы и ксилемы на поперечном срезе черешка; *пт* — площадь поперечного сечения трахеального элемента; *опт* — площадь поперечного сечения ксилемы, приходящаяся на долю просветов трахеальных элементов (удельный объем полостей трахеальных элементов в ксилеме); *п/кс* — относительная проводящая поверхность.

лучение данных, которые позволили бы оттенить специфику корреляций между признаками листа троходендрона.

Материал собран в 1992 и 1999 гг. в коллекциях ботанических садов «Южные культуры» (Адлер) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург). Фиксация материала (70 %-й спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методам (Прозина, 1960). Объем выборки составил для каждого вида по 22 листа. Рассмотрено 43 признака, характеризующих морфологию листа, а также строение эпидермы, мезофилла, тканей черешка. Качественная оценка степени их проявления дана по схеме из работы Б. Р. Васильева (1988). Для определения изменчивости признаков использован коэффициент вариации, силы взаимосвязей — коэффициент парных корреляций Бравэ-Пирсона и детерминации (Шмидт, 1984).

После предварительного рассмотрения взаимосвязей изученных признаков, проведенного на основе корреляционного и факторного анализов, были отобраны наиболее информативные показатели (21), которые и представлены в данной работе (см. подпись к рис. 1).

Результаты

Листья *T. aralioides* средних размеров. Площадь пластинки немногим более 30 см^2. Она очень толстая (~340 мкм). Мезофилл дорсовентрального типа, многослойный. Он насчитывает 3 слоя столбчатой ткани и 6—7 — губчатой. Губчатая ткань рыхлая. Коэффициент палисадности средний (около 47 %). Характерной особенностью мезофилла является наличие в нем ветвистых склереид. Плотность сети жилок редкая (менее 500 мм/см^2).

Листья гипостоматного типа. Как верхняя, так и нижняя эпидерма сложены клетками средних размеров (более 1200 клеток на 1 мм^2 верхней эпидермы и 2000 — нижней). На единице поверхности нижней эпидермы насчитывается среднее число устьиц (200 на 1 мм^2). Замыкающие клетки окружены разным числом клеток. При этом к полюсам примыкает по 1—2 неизмененные эпидермальные клетки, по бокам от каждой замыкающей клетки лежит 1—3 побочных. Согласно М. Д. Голышевой (1976), устьица троходендрона варьируют от октацитных до тетрацитных с переходом к аномоцитным. М. А. Баранова (1990) относит их к латероцитному типу. Устьичный индекс малый (~11 %).

Черешок примерно в 2 раза короче пластинки. В нем сильно развита коровая часть (более 80 % общего объема тканей черешка), в которой наблюдается формирование многочисленных склереид. Клетки коровой части расположены очень рыхло.

Среднее значение коэффициента вариации составляет для всех изученных признаков 13.5 %. Наиболее изменчивыми из числа морфологических признаков являются длина и толщина черешка, площадь пластинки; из признаков эпидермы — плотность размещения устьиц на единице поверхности листа и устьичный индекс: из признаков мезофилла — плотность жилкования, высота клеток столбчатой ткани; черешка — объем, занимаемый в нем склеренхимой и ксилемой (рис. 1). К стабильным признакам принадлежат толщина пластинки, число происходящих в ее эпидерме антиклинальных делений клеток, число слоев мезофилла, его толщина и диаметр клеток столбчатой ткани, площадь, занимаемая в ксилеме просветами трахеид, и относительная проводящая поверхность.

Среднее значение коэффициента детерминации 0.156. Наиболее прочно с остальными признаками связаны: толщина черешка и площадь пластинки, число ге-

0.45 0.4 0.35 0.3 0.25 0.2 0.15 0.1 0.05 0

● *1* ■ *2*

пп тп дч пч квэ кнэ гв чу уи см тм вп дп ж к ск фл кс пт опт п/кс

Рис. 2. Интегрированность признаков строения листа *T. aralioides* (*1*) и *E. polyandra* (*2*).

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты детерминации. Здесь, а также на рис. 3 обозначения признаков те же, что на рис. 1.

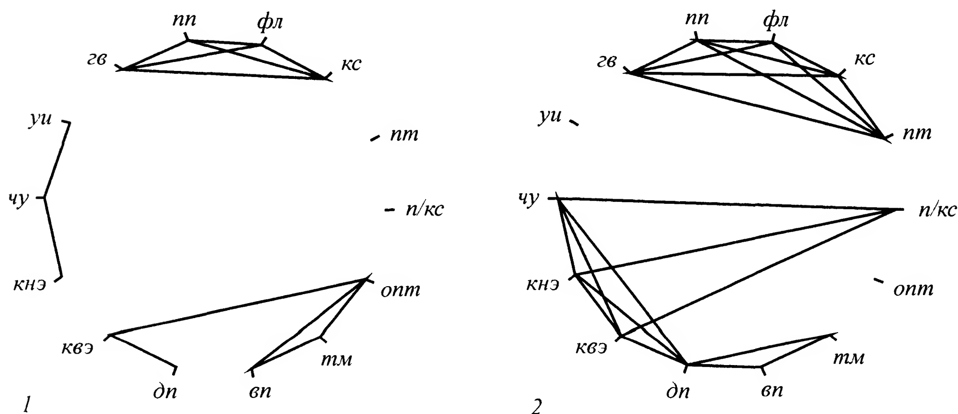


Рис. 3. Корреляционные плеяды признаков строения листа *T. aralioides* (*1*) и *E. polyandra* (*2*), выделенные на уровне связи $r \geqslant 0.6$.

ТАБЛИЦА 1

Парные корреляции признаков строения листа *Trochodendron aralioides*

	пп	*тп*	*дч*	*пч*	*квэ*	*гв*	*кнэ*	*чу*	*уи*	*см*	*тм*	*вп*	*дп*	*ж*	*к*	*ск*	*фл*	*кс*	*пт*	*опт*
тп	−183																			
дч	822	−235																		
пч	969	−232	869																	
квэ	−036	−596	−046	032																
гв	895	−435	724	892	400															
кнэ	−095	−165	135	017	−031	−066														
чу	−018	−108	123	028	033	018	636													
уи	011	−062	082	012	067	047	295	924												
см	319	237	381	345	041	330	−038	000	020											
тм	−164	958	−238	−230	−570	−402	−273	−110	−015	237										
вп	−373	739	−391	−451	−534	−553	−004	067	088	118	769									
дп	−156	413	−257	−240	−602	−363	016	−123	−173	−007	459	569								
ж	−040	−141	157	−019	−171	−072	364	−022	−194	057	−200	117	−015							
к	965	−261	865	998	068	903	002	014	003	347	−260	−480	−273	−013						
ск	645	084	699	652	−389	418	296	112	−015	315	082	−088	015	160	627					
фл	809	069	712	824	−205	656	077	194	180	318	090	−041	120	−109	800	515				
кс	957	−095	792	966	−092	821	025	040	018	281	−105	−336	−138	−064	954	699	854			
пт	147	−143	−030	164	519	357	−026	078	108	224	−176	−321	−507	−057	177	−063	033	209		
опт	302	−720	281	361	600	524	−078	−217	−217	−066	−752	−734	−550	015	400	−175	047	198	267	
п/кс	−126	−265	−090	−255	218	015	−342	−171	−016	104	−184	−023	−015	166	−230	−334	−359	−401	−146	272

Примечание. Здесь и в табл. 2 ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. Остальные обозначения — см. подпись к рис. 1.

нераций клеток в покровных тканях, толщина мезофилла и высота клеток его столбчатой ткани, абсолютный объем в черешке ксилемы и коровой части (рис. 2). Автономны толщина пластинки, число клеток нижней эпидермы на единице поверхности листа, плотность жилкования, площадь просвета трахеиды и относительная проводящая поверхность.

Изученные признаки группируются на уровне связи $r \geqslant 0.6$ в три плеяды (рис. 3, табл. 1). Первая из них характеризует размер листа. Она включает в себя площадь пластинки, число происходящих в ее верхней эпидерме антиклинальных делений клеток, длину и толщину черешка, объем слагающих его тканей. Вторая — размер клеток мезофилла и верхней эпидермы. В нее входят толщина пластинки и мезофилла, высота и диаметр клеток столбчатой ткани, число клеток верхней эпидермы на единице поверхности листа, а также относительная площадь просветов трахеид на поперечном срезе ксилемы черешка. Третья плеяда признаков описывает строение нижней эпидермы — ее мелкоклеточность, устьичный индекс, плотность размещения устьиц. Площадь просвета трахеиды, относительная проводящая поверхность, плотность жилкования и число слоев мезофилла не скоррелированы на этом уровне связи с прочими признаками.

Листья *Euptelea polyandra* средних размеров. Площадь пластинки более 40 см^2. Она очень тонкая (~130 мкм). Мезофилл дорсовентрального типа, умеренной слойности. Он состоит из одного слоя столбчатой ткани и 5—7 слоев губчатой. Коэффициент палисадности низкий (~34 %). Сеть жилок средней плотности (около 700 мм/см^2).

Листья гипостоматного типа. Покровная ткань крупноклеточная (более 650 клеток на 1 мм^2 верхней эпидермы и 700 — нижней). Устьица аномоцитного типа. Их мало на единице поверхности (чуть более 140 на 1 мм^2). На нижней стороне листа встречаются одиночные одноклеточные волоски.

Черешок примерно в 2 раза короче пластинки. Коровая часть занимает немногим более 60 % его объема.

Среднее значение коэффициента вариации составляет для изученных у эвптелеи признаков 18.4 %. Из числа морфологических признаков наиболее изменчива площадь пластинки, из признаков эпидермы — количество клеток в целом и устьиц в отдельности на единице поверхности, мезофилла — плотность жилкования, черешка — объем, занимаемый в нем проводящими тканями. Стабильны — толщина пластинки и длина черешка, число генераций клеток в эпидерме, число слоев мезофилла и диаметр клеток столбчатой ткани, площадь, занимаемая в ксилеме просветами сосудов.

Среднее значение коэффициента детерминации составляет 0.237. Наиболее прочно с остальными признаками связаны площадь пластинки листа и поперечного сечения черешка, число генераций клеток в покровных тканях, плотность жилкования, объем ксилемы и коровой части черешка. Автономны — длина черешка, устьичный индекс, толщина мезофилла, высота и диаметр клеток столбчатой ткани, относительная площадь просветов сосудов в ксилеме черешка.

Изученные признаки образуют на уровне связи $r \geqslant 0.6$ две большие плеяды (рис. 3, табл. 2). Первая из них характеризует размер листа. Она включает в себя площадь пластинки, число происходящих в ее верхней эпидерме антиклинальных делений клеток, толщину черешка и объем слагающих его тканей, площадь поперечного сечения сосудов. Вторая — размер клеток мезофилла и эпидермы. В нее входят толщина пластинки и мезофилла, высота и диаметр клеток столбчатой ткани, мелкоклеточность верхней и нижней эпидермы, число устьиц на 1 мм^2, плотность жилкования, относительная проводящая поверхность. Устьичный ин-

ТАБЛИЦА 2

Парные корреляции признаков строения листа *Euptelea polyandra*

	пп	*тп*	*дч*	*пч*	*квэ*	*гв*	*кнэ*	*чу*	*уи*	*см*	*тм*	*вп*	*дп*	*ж*	*к*	*ск*	*фл*	*кс*	*пт*	*опт*
тп	295																			
дч	316	−094																		
пч	922	210	413																	
квэ	065	−613	−034	249																
гв	868	001	248	897	513															
кнэ	063	−534	−018	248	974	511														
чу	−170	−600	−253	−006	899	276	905													
уи	−502	−234	−600	−534	027	−423	−018	403												
см	574	431	−021	518	058	517	044	−067	−213											
тм	402	938	−101	367	−370	205	−286	−375	−233	589										
вп	375	901	−096	317	−431	137	−336	−415	−227	492	914									
дп	002	770	−207	−129	−662	−271	−608	−602	−089	374	660	743								
ж	−541	−608	−207	−366	630	−178	626	731	384	−167	−455	−531	−462							
к	911	241	416	994	220	883	222	−035	−540	525	385	332	−091	−378						
ск	892	198	261	924	233	868	225	029	−427	517	364	328	−075	−402	892					
фл	906	231	464	945	107	806	088	−157	−564	534	344	362	−026	−501	928	901				
кс	889	117	417	980	354	899	355	100	−508	458	304	238	−259	−248	962	894	901			
пт	684	030	138	804	501	795	504	375	−161	402	231	204	−188	022	787	757	692	837		
опт	130	017	018	262	170	221	147	194	197	−026	094	−095	−209	060	283	113	105	299	414	
п/кс	439	515	−069	132	−611	144	−608	−619	−110	346	374	372	535	−727	157	204	216	005	−120	−110

декс скоррелирован с длиной черешка. Число слоев мезофилла и относительная площадь просветов сосудов не связаны на этом уровне с остальными признаками.

Обсуждение

Листья *T. aralioides* и *E. polyandra* имеют определенные черты сходства. Они относятся к одному размерному классу (по классификации C. Raunkiaer, 1934), гипостоматные, с дорсовентральным мезофиллом, без гиподермы. Как для троходендрона, так и для эвптелеи характерны высокая изменчивость площади пластинки, числа устьиц на единице ее поверхности, плотности жилкования, объема ксилемы в черешке, относительное постоянство толщины листа, слойности мезофилла, диаметра клеток столбчатой ткани и числа генераций клеток в его эпидерме. У обоих видов высокий коэффициент детерминации отмечен для площади пластинки, числа генераций клеток, толщины черешка, степени развития в нем коровой части и ксилемы. Общие черты обнаруживаются и при рассмотрении парных корреляций. Площадь пластинки определяется числом слагающих ее эпидерму клеток. При этом, чем крупнее пластинка, тем сильнее развиты проводящие ткани черешка. В свою очередь плотность размещения устьиц зависит от размера клеток эпидермы. Величина клеток эпидермы скоррелирована с величиной клеток столбчатой ткани. Данный тип строения листа, отмеченные выше изменчивость его признаков и их корреляции широко распространены среди цветковых растений разного уровня филогенетической продвинутости (см., например, Гольцова, 1981; Паутов, Васильев, 1982; Паутов, 1987).

В то же время листья троходендрона и эвптелеи различаются по форме, продолжительности жизни (троходендрон — вечнозеленое растение), типу трахеальных элементов и устьиц, количественным характеристикам, ряду корреляций. Специфичным для троходендрона по сравнению с эвптелеей является более низкий уровень изменчивости признаков. Корреляционная структура *T. aralioides* отличается большей независимостью признаков и их групп друг от друга. Именно такая, менее интегрированная система, согласно традиционным взглядам, имеет предпосылки к независимому преобразованию отдельных частей, а значит, к гетеробатмии.

Хотя среднее значение коэффициента детерминации признаков ксилемы в черешке у троходендрона действительно ниже, чем у эвптелеи, говорить об автономности данной ткани у него не приходится. Более того, у обоих видов в систему листа интегрированы отчасти сходные наборы признаков. Правда, вклад этих признаков в синхронизацию изменений тканей листа при гетерофиллии у изученных видов неодинаков. Эвптелею отличает сильная скоррелированность величины просветов сосудов, а также отношения площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка. Оба признака несут функциональную нагрузку. По мнению Губера (цит. по Крамер, Козловский, 1983), существует два способа оценки эффективности водопроводящей системы. Один заключается в определении удельной проводимости, показывающей, какой объем воды переносится при заданных условиях через водопроводящую ткань. Проводимость зависит, в частности, от размера сосудов. Другой — в расчете относительной проводящей поверхности, которая как раз и представляет соотношение проводящей и транспирирующей поверхностей. Для троходендрона, в противоположность эвптелее, характерна сильная скоррелированность с остальными тканями площади поперечного сечения ксилемы черешка, занятой просветами трахеид, иными словами «перфорированность» ими водопроводящей ткани. Этот показатель соответствует в целом относительно-

му объему полостей трахеид в ксилеме. Примечательно, что как относительная площадь просветов трахеид у троходендрона, так и величина просветов сосудов у эвптелеи скоррелированы с числом делений и размером клеток пластинки (табл. 1, 2). Степень их проявления связана, таким образом, в обоих случаях с признаками, становление которых происходит в течение всего периода роста и развития листа.

Сопряженные изменения различных тканей листьев при гетерофиллии являются необходимым условием для их эффективного функционирования. Они важны и при филогенетических преобразованиях. Изучение структуры листа тополей показало, что в эволюции рода *Populus* менялись отчасти те же признаки, что и при гетерофиллии (Паутов, 1996). Это неудивительно, если учесть связь между онтогенетическими корреляциями и координациями. На первых этапах становления листа двудольных растений, вероятно, проходили проверку различные связи признаков ксилемы, в том числе и рассмотренные в этой работе. Те из них, что наблюдаются у эвптелеи, получили широкое распространение. Сходные с ней закономерности были отмечены у других, не родственных друг другу видов: *Liriodendron tulipifera* L. (*Magnoliaceae*) и *Populus alba* L. (*Salicaceae*) (Васильев и др., 1981; Паутов, Васильев, 1982). Вариант же, который демонстрирует троходендрон, свойственен, в лучшем случае, ограниченному числу архаичных представителей двудольных. Это позволяет рассматривать его как пример инадаптивной эволюции, т. е. «неудачного» пути специализации. Инадаптивные варианты не нарушают жизнеспособность особей вида, но не перспективны для дальнейших эволюционных преобразований. Они способны снизить эволюционные потенции вида и даже завести его в эволюционный тупик (Шмальгаузен, 1969). Таким образом, ткань может не соответствовать строению органа по уровню своей организации, т. е. наблюдается явление гетеробатмии, не только при слабых, но и при сильных структурно-функциональных связях в том случае, если ей свойственен инадаптивный вариант специализации.

Относительная площадь просветов трахеид в ксилеме черешка и их размер скоррелированы у троходендрона с рядом тканей пластинки, а именно с величиной клеток верхней эпидермы и столбчатой ткани (табл. 1). В то же время они не связаны между собой ($r = 0.267$). Данный пример свидетельствует о том, что у гомоксилярных предковых форм в корреляционную структуру могли быть независимо вовлечены обе эти характеристики, влияющие на проведение воды. Наличие в ней таких дублирующих друг друга блоков не только повышало эволюционную пластичность листа, но и обеспечивало поддержание его целостности при изменении одного из них. В этом отношении описанная ситуация перекликается со случаями наличия у организма большого числа равнозначных по функции гомологичных структур или с множественным обеспечением функции, когда она выполняется не одной, а несколькими тканями или органами (см., например, Северцов, 1990).

Как было отмечено выше, важное положение в корреляционной структуре гетероксилярных растений занимает размер трахеальных элементов. У эвптелеи, к примеру, коэффициент детерминации площади их просветов в 6 раз выше, чем у троходендрона. Интересно, однако, что у обоих видов этот признак скоррелирован с размером клеток некоторых тканей пластинки (табл. 1, 2). Приведенные данные позволяют заключить, что с образованием сосудов не все их связи возникали заново. Ряд из них существовал уже у растений, имевших только трахеиды. Кроме этого, как у гомо-, так и у гетероксилярных растений одинаково важную роль в системе листа играет степень развития ксилемы в черешке. Сохранение части корреляций трансформирующейся в эволюции ткани является, вероятно, еще одним важным фактором поддержания в ходе этих изменений структурно-функциональной целостности органа.

Выводы

1. Троходендрону свойственен инадаптивный вариант организации водопроводящей ткани листа.

2. Гетеробатмия может возникать не только при слабых, но и при сильных структурно-функциональных связях в том случае, если одной из структур свойственна инадаптивная специализация.

3. При изменении в эволюции какой-либо ткани сохранение неизмененной части ее корреляций, а также наличие дублирующих друг друга структурно-функциональных связей между элементами этой и других тканей листа относятся к числу факторов, поддерживающих целостность органа, в состав которого она входит.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л., 1990. 69 с.

Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.

Васильев Б. Р., Гольцова Н. И., Колодяжный С. Ф. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* (*Magnoliaceae*). Связь между анатомическими признаками метамеров закончившего рост побега // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1146—1154.

Голышева М. Д. О строении листа троходендрона (*Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc.) // Бюлл. МОИП. 1976. Т. 81. Вып. 5. С. 84—95.

Гольцова Н. И. Формирование побега древесных двудольных (на примере *Liriodendron tulipifera* L.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 18 с.

Крамер Т. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 464 с.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 263 с.

Паутов А. А. Изменчивость метамеров годичных побегов *Populus alba* L. (*Salicaceae*) // Вестн. ЛГУ. 1987. Сер. биол. № 17. С. 52—56.

Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Л., 1996. 46 с.

Паутов А. А., Васильев Б. Р. Анатомическое строение листьев годичного побега *Populus alba* L. (*Salicaceae*) // Вестн. ЛГУ. 1982. Сер. биол. № 15. С. 28—36.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Северцов А. С. Направленность эволюции. М., 1990. 272 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л. 1966. 611 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 493 с.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982. 383 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 287 с.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Oxford, 1959. Vol. 1. 510 p.

Raunkiaer C. The life-forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 634 p.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

SUMMARY

Structure, variability and correlation of the leaf characters in homoxylar (*Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc.) and heteroxylar (*Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.) plants are compared. Strong correlation between the tracheid cavities specific volume and other tissues is peculiar for *T. aralioides*. *E. polyandra* is characterized by correlations between vessel size and a ratio of the leaf area to the xylem area on petiole cross-section and other tissues. A conclusion is made about inadaptive type of the leaf vascular tissue organization in *T. aralioides*. A question is discussed about preservation of structural-functional unity of this shoot organ in the course of the structural evolution of its xylem.

УДК 582.998 : 581.471 : 581.82.1(571.6) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© Е. В. Зарембо, Э. В. Бойко, П. Г. Горовой

КАРПОЛОГИЯ И СТОМАТОГРАФИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *SERRATULA* (*ASTERACEAE*)

E. V. ZAREMBO, E. V. BOYKO, P. G. GOROVOY. CARPOLOGY AND STOMATOGRAPHY OF FAR EASTERN *SERRATULA* (*ASTERACEAE*)

Тихоокеанский институт биоорганической химии Дальневосточного отделения РАН
Владивосток
E-mail: zarelena@rambler.ru
Поступила 04.05.2000
Окончательный вариант получен 30.06.2003

Исследовано морфолого-анатомическое строение семянок *Serratula komarovii*, *S. centauroides*, *S. coronata*, *S. manshurica*, а также структура поверхности листа 10 других видов этого рода. На основании полученных данных обсуждается возможность использования карпологических и стоматографических признаков в систематике рода *Serratula*.
Ключевые слова: *Asteraceae*, *Serratula*, карпология, стоматография.

В литературе по флоре Дальнего Востока и в публикациях по таксономии сем. *Asteraceae* этого региона нет единого мнения в отношении видового состава рода *Serratula*. C. Ledebour (1845) во «Flora Rossica» для Дальнего Востока приводит *S. coronata* L. (секция *Mastrucium* (Cass.) DC.), а также *S. centauroides* L. (секция *Klasea* DC.), и так считалось до конца XIX в. (Maximowicz, 1859; Schmidt, 1868; Palibin, 1898). В. Л. Комаров (1907) для Северо-Восточного Китая приводит 3 вида рода: *S. coronata*, *S. centauroides* и *S. atriplicifolia* (Trev.) Benth. Последний вид в 1926 г. М. М. Ильиным отнесен к роду *Synurus* Iljin, а через год T. Nakai (1927) установил для этого вида приоритетное название — *S. deltoides* (Ait.) Nakai.

При обработке гербарного материала по роду *Serratula*, собранного ботаниками в период с 1862 по 1909 гг., М. М. Ильин (1928) описал 2 новых вида: *S. insularis* Iljin для Японии и *S. koreana* Iljin для п-ова Корея и включил их в секцию *Mastrucium* этого рода. Основными признаками, использованными при описании видов, являются форма сегментов листа, длина черешка, форма листочков обертки, их цвет и степень опушенности. M. Kitagawa (1935) из провинции Fêng-t'ien (современное название Liaoning) Северо-Восточного Китая (Маньчжурия) описал эндемичный вид *S. manshurica* Kitag. и отметил, что он более близок к *S. coronata*, чем к *S. koreana* и *S. insularis*. От последних двух таксонов *S. manshurica* отличается более высоким стеблем, более многочисленными корзинками (5—11), оберткой, покрытой паутинистыми коричневыми волосками, но не так интенсивно, как у *S. coronata*. Позднее Kitagawa (1939) в работе «Lineamenta Florae Manshuricae» указал только один вид — *S. coronata* и в синонимы к нему отнес *S. manshurica*. В «Neo-Lineamenta Florae Manshuricae» Kitagawa (1979) привел также только один вид *S. coronata* с широким ареалом (Европа, Кавказ, Центральная Азия, Сибирь, Амур, Уссури, северная Маньчжурия) и разновидность *S. coronata* var. *manshurica* (Kitag.) Kitag., распространенную только в южной Маньчжурии. Автор указал, что южно-маньчжурская разновидность характеризуется сильно разветвленной верхней частью стебля с многочисленными (более 18) корзинками. Для Японии S. Kitamura (1937) привел лишь один вид *S. insularis*, а виды *S. koreana* sensu Kitag. non Iljin и *S. coronata* sensu Miq. non L. он рассматривает как его синонимы. При исследовании гербарных образцов из Японии и п-ова Корея Kitamura не выявил каких-либо различий между *S. insularis* и *S. koreana*. Позднее Kitamura (1947) приводит только *S. coro-*

nata s. l. Во флористических сводках последних лет ботаники Японии (Ohwi, 1965), Китая (Chu, 1987) и Кореи (T. Lee, 1993; Y. Lee, 1996) признают существование только одного вида — *S. coronata*, а виды *S. insularis*, *S. koreana* и *S. manshurica* рассматриваются как синонимы или внутривидовые таксоны. Так, J. Ohwi (1965) считает, что *S. coronata* var. *insularis* (Iljin) Kitam. произрастает в Японии, Корее, Маньчжурии и Сибири. Принимается эта точка зрения также и T. Lee (1993). В одной из последних работ по флоре п-ова Корея Y. Lee (1996) приводит комбинацию *S. coronata* subsp. *insularis* Kitam., а *S. koreana* указывает как синоним этого подвида.

А. Г. Борисова (1963) во «Флоре СССР» отмечает, что вид *S. coronata* широко распространен и чрезвычайно полиморфен. К секции *Mastrucium* кроме *S. coronata* Борисова отнесла также *S. insularis* и *S. koreana*. Для территории Дальнего Востока она описала новую разновидность *S. coronata* var. *orientalis* Boriss., у которой корзинки значительно мельче, чем у европейских и западноазиатских особей; обертки обильно буро-мохнатые; все растение меньшей величины; листья часто с меньшим количеством пар редкозубчатых долей. В. Н. Ворошилов (1966, 1982, 1985) для Дальнего Востока России указывает *S. coronata*, а *S. manshurica* считает синонимом этого вида. Г. А. Пешкова (1979) во «Флоре Центральной Сибири» приводит 5 видов рода *Serratula*: *S. marginata* Tausch, *S. komarovii* Iljin, *S. centauroides* L., *S. coronata* L. и *S. manshurica* Kitag. В синонимах *S. manshurica* она указывает *S. coronata* var. *orientalis*. В. Ю. Баркалов (1992) при обработке рода *Serratula* для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1992) приводит только *S. manshurica*. Во «Флоре Сибири» О. С. Жирова (1997) предложила новую комбинацию *S. coronata* subsp. *manshurica* (Kitag.) Zhirova и в синонимах к данному названию привела *S. manshurica* Kitag, (базионим), *S. coronata* var. *orientalis* Boriss., *S. coronata* var. *manshurica* (Kitag.) Kitag. и отметила, что для приводимого ею подвида характерны маловетвистый или простой стебель 60—90 см выс., длинночерешковые нижние листья (15 см дл., 10 см шир.) с 3—6 парами узких продолговатых долей (3—6 см дл., 1.5 см шир.), одна или несколько корзинок. Однако указанные для этого подвида признаки не соответствуют описаниям, приведенным Kitagawa для *S. manshurica* Kitag. (1935) и *S. coronata* var. *manshurica* (Kitag.) Kitag. (1979). Для таксона, который описал Kitagawa, характерны более высокие стебли (по сравнению с *S. coronata*) и большее (до 18) число корзинок, причем Kitagawa указал данный таксон только для южной Маньчжурии. Вероятно, комбинацию *S. coronata* subsp. *manshurica* (Kitag.) Zhirova можно применить к южносибирским растениям только после установления их идентичности типовому экземпляру *S. manshurica* Kitag.

Для байкальской части Сибири C. Ledebour (1845) указывает *S. centauroides* L. с двумя внутривидовыми таксонами: α-*macrocephala* Ledeb. (ветвистые стебли, перистые листья, зубчатые нижние листочки, ланцетно-шиповатые чешуи обертки) и β-*microcephala* Ledeb. (сближенные и более узкие, продолговато-линейные доли листьев, овальные корзинки и овально-ланцетные наружные чешуи обертки). В. Л. Комаров (1907) во «Флоре Маньчжурии» для Прибайкалья, Даурии, Маньчжурии, п-ова Корея и Северного Китая приводит *S. centauroides* и отмечает, что у данного вида сильно варьирует величина корзинок (от 1 до 2 см в поперечнике), а также опушение и форма листа.

М. М. Ильин (1928) на основании изучения гербарных образцов, собранных в маньчжурской части ареала и отнесенных к *S. centauroides*, описал новый вид *S. komarovii* Iljin с ареалом в Амурском и Уссурийском регионах Маньчжурской флористической провинции (Благовещенск, Ханка, Албазин, Тыгда, Улгачи и Уланга, Суйфун, Сунгари, Гирин, Мерген).

Во «Флоре СССР» А. Г. Борисова (1963) указала, что *S. komarovii* встречается не только в Зее-Буреинском и Уссурийском ботанико-географических районах Дальнего Востока, но также в Восточной Сибири и Северо-Восточном Китае. В сводках по флоре Дальнего Востока В. Н. Ворошилов (1966, 1982) указывает *S. komarovii*, а В. М. Старченко и Э. В. Бойко (1982) впервые привели *S. centauroides* для Дальнего Востока России (Амурская обл., пос. Игнашино), отметив что данное растение хорошо отличается от распространенного восточнее вида *S. komarovii* более короткими (менее 10 см) облиственными до корзинок цветоносами и бóльшим (а не 1—2) числом корзинок. Баркалов в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1992) приводит *S. komarovii* и отмечает, что этот вид близок к *S. centauroides* и, возможно, является его разновидностью, так как варьирует по количеству и размерам корзинок, облиственности и длине общих цветоносов, их опушению. Жирова (1997) считает, что на территории Сибири *S. centauroides* является полиморфным видом с двумя подвидами: *S. centauroides* subsp. *centauroides* и *S. centauroides* subsp. *komarovii* (Iljin) Zhirova.

Существование разных мнений о видовом составе *Serratula* Восточной Азии явилось причиной изучения авторами настоящей статьи изменчивости морфологических и анатомических признаков видов *S. centauroides*, *S. komarovii*, *S. manshurica* и европейского вида *S. coronata*.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в Главном Ботаническом саду (МНА), Биолого-почвенном институте ДВО РАН (VLA) и Тихоокеанском институте биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ).

Список образцов, использованных для карпологического и стоматографического исследований

S. coronata L.: Московская обл., Серпуховский р-н, пойма р. Оки, близ Никифорова, остепненный луг, 12 VIII 1978, Н. Белянина (МНА); Волгоградская обл., Руднянский р-н, р. Терса, в окр. пос. Рудня, пойменный лес, 15 VIII 1986, В. Сагалаев (МНА).

S. manshurica Kitag.:[1] Приморский край: Чугуевский р-н, с. Чугуевка, дубняк, 17 VII 1973, С. Харкевич, Т. Буч (VLA); Октябрьский р-н, в дубняке, 23 IX 1976, Т. Буч, В. Швыдкая (VLA); Тернейский р-н, берег моря, окр. пос. Светлая, березняк, 8 VIII 1980, И. Вышин (VLA); Лазовский р-н, окр. с. Лазо, долинный лес, 07 IX 1983, А. Таран (VLA); Надеждинский р-н, с. Тереховка, 30 VIII 1984, Э. Бойко (ТИБОХ); Октябрьский р-н, с. Покровка, 8 X 1984, Э. Бойко (ТИБОХ); Шкотовский р-н, окр. пос. Авангард, биостанция «Восток» ИБМ АН СССР, вторичный дубовый лес, 6 VIII 1988, С. Харкевич, Т. Буч (VLA); окр. г. Владивостока, бухта Шамора (Лазурная), на склоне сопки у моря, 22 VIII 1999, Е. Зарембо (ТИБОХ);

S. centauroides L.: Читинская обл.: Борзинский р-н, с. Цаган-Олуй, 12 VII 1979, Д. Басаргин (ТИБОХ); окр. г. Сретенска, правобережье р. Шилка, крутой берег р. Шилка, в 5 км выше города, 28 VII 1980, В. Недолужко, В. Макаров (МНА). Тувинская АССР, Эрзинский р-н, бассейн р. Тэс, в 30 км от с. Нарын, по дороге на р. Качик, высота 1450 м, щебнистые выступы известняка, 23 VII 1972, И. Красноборов, Л. Косинец (МНА).

S. komarovii Iljin: Приморский край: Ханкайский р-н, Лузанова сопка, в 11 км от с. Сиваковки, сухой склон, 2 VII 1964, П. Горовой, К. Уланова, К. Ягубцева (МНА); Ханкайский р-н, в 1 км южнее пос. Комиссарово, на возвышенности у моста, через р. Синтухе, 27 VI 1971, Г. Пономарчук, П. Горовой, Э. Бойко (ТИБОХ); Ханкайский р-н, в 2 км от пос. Комиссарово, степной склон, 04 VIII 1999, Е. Зарембо, П. Горовой (ТИБОХ).

---

[1]Для дальневосточных растений *S. coronata* L. s. l. мы использовали название *S. manshurica* Kitag. с целью сравнения карпологических и стоматографических признаков европейских и приморско-приамурских популяций.

S. tinctoria L.: Тульская обл., Заокский р-н, правый берег р. Оки, 14 VII 1954, В. Соболевский (MHA).

S. radiata (Waldst. et Kit.) Bieb.: Transsilvania, dist. Cluj. In pratis montanis «La Fanate» prope oppidum Cluj, solo alluvio. Alt. 400 m. s. m.; 12 VII 1922, A. Bozza, G. Bujorean (MHA).

S. lycopifolia (Vill.) A. Kerner: Курская обл., заповедник «Стрелецкая степь», 23 VI 1964, А. Хохряков, М. Мазуренко (MHA).

S. marginata Tausch: Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, Западный Саян, Уюкский хр., междуречье рек Баян-Кол и Эжим, 12 VII 1975, М. Ломоносова, С. Васильева (MHA).

S. suffruticosa Schrenk: Казахская ССР, юго-западные отроги Джунгарского Алатау, горы Алтын-Эмель, 24 VII 1973, В. Голоскоков (VLA).

S. erucifolia (L.) Boriss.: Саратовская обл., Озинский р-н, восточнее пос. Озинки, в кустарниковой степи, 23 VI 1993. В. Бочкин (MHA).

Морфолого-анатомическое исследование семянок проводили по стандартной методике (Прозина, 1960) на поперечных и продольных радиальных и тангенциальных срезах.

Сравнительно-морфологическое исследование устьичного аппарата (УА) и эпидермальных клеток листа (ЭКЛ) проводили методом мацерации с использованием свежего и фиксированного материала. В качестве мацерирующего раствора применяли смесь Шульце ($KClO_3$ и 100 %-й HNO_3).

Устьичный индекс (SI) определяли по формуле (Stace, 1965)

$$SI = \frac{St \cdot 100\,\%}{St + Ec},$$

где St — число устьиц на единицу площади; Ec — число ЭКЛ на единицу площади; SI — устьичный индекс.

Частный устьичный индекс (SI_p) определяли по формуле (Kästner, 1972)

$$SI_p = \frac{Sto \cdot (Stu + Zu)}{Stu \cdot (Sto + Zo)},$$

где Sto — число устьиц на 1 мм^2 верхнего эпидермиса; Stu — число устьиц на 1 мм^2 нижнего эпидермиса; Zo — число ЭКЛ на 1 мм^2 верхнего эпидермиса; Zu — число ЭКЛ на 1 мм^2 нижнего эпидермиса.

При исследовании эпидермальных структур листа использовали терминологию С. Ф. Захаревича (1954). Биометрические показатели обрабатывали методами вариационной статистики (Лакин, 1990). Для ряда признаков был определен коэффициент вариации.

Результаты и обсуждение

Карпологический анализ семянок

Для решения вопросов систематики в сем. *Asteraceae* важное значение имеет карполого-анатомический метод исследования. Морфологическое и анатомическое строение семянок сложноцветных разнообразно и в то же время константно в различных таксономических группах, что позволяет выявить отличия не только родов, но и видов. Морфологическая и анатомическая структура семянок в трибе *Cardueae* Cass. имеет первостепенное значение для классификации таксонов надвидового ранга.

Одна из первых работ по анатомии семянок *Asteraceae* опубликована P. Lavialle (1912), который исследовал 83 вида из 15 родов трибы *Cardueae* (=*Cynareae*). Под-

робно описана структура эпидермальных клеток спермодермы — наиболее характерного признака представителей трибы *Cardueae*, и выявлено, что эпидерма на ранней стадии развития семени представлена изодиаметрическими клетками, которые затем вытягиваются в радиальном направлении, и их стенки сильно склерифицируются. Более того, клетки не имеют направления, перпендикулярного тангенсу, они наклонены к микропиле. Lavialle (1912) также уделял большое внимание специфическим структурам покровов семянок — кристаллам и секреторным каналам. Наличие кристаллов оксалата кальция во внутреннем слое паренхимы перикарпия *Cardueae* отмечали также T. Hanausek (1911), K. Dormer (1961), A. Singh и R. Pandey (1984).

Морфолого-анатомическое строение семянок с успехом использовалось для решения таксономических вопросов в трибе *Cardueae* (Dittrich, 1968a—c; 1969; 1970; 1977; 1985). Кроме этого, имеется целый ряд работ иностранных и отечественных авторов (Fourment et al., 1956; Karawya et al., 1974; Namba et al., 1975; Wagenitz et al., 1982; Perez-Garcia, Duran, 1987; Гочу, 1973; Чаргоглян, 1975; Чернева, Шурухина, 1979; Черник, 1984), в которых рассматривается морфолого-анатомическое строение семянок отдельных видов трибы или групп видов.

Сравнительное изучение морфолого-анатомического строения семянок видов рода *Serratula* выявило единый план строения перикарпия и спермодермы. Форма и структура семянок исследованных представителей рода характеризуются рядом общих морфологических и анатомических признаков (табл. 1, 2).

Морфология. Семянки от 4.7—5 (*S. centauroides*) до 6.5—7 (*S. manshurica*) мм дл., от 1—1.5 (*S. coronata*) до 2.2—2.5 (*S. manshurica*) мм шир., на продольном срезе продолговато-обратнояйцевидной (*S. manshurica*, *S. coronata*), обратноконусовидной (*S. centauroides*, *S. komarovii*) формы; на поперечном срезе эллиптической, сжатой с двух сторон (*S. manshurica*, *S. coronata*) или эллиптически-четырехугольной (*S. centauroides*, *S. komarovii*) формы, с многочисленными мелкими продольными ребрышками. Семянки голые, гладкие, соломенного (*S. centauroides*, *S. manshurica*, *S. coronata*) или темно-коричневого цвета (*S. komarovii*). Окраина верхушки семянки неровная, слегка выступает над поверхностью апикального плато. Карпоподиум (площадка прикрепления семянки) латеральный, овальной формы. Хохолок желтоватый, неопадающий, двойной, от 4.5—5 (*S. centauroides*) до 10—15 (*S. coronata*, *S. manshurica*) мм дл. Щетинки паппуса ломкие, зазубренные, в основании не срастаются, располагаются в 4—5 рядов, щетинки внутреннего круга длиннее и шире, чем щетинки наружного круга, волоски (бородки), выступающие над поверхностью щетинки, в 2—2.5 раза превышают ширину ее оси (рис. 1).

Анатомия. Для семянок исследованных видов характерны развитые в равной степени перикарпий и спермодерма. Общая толщина покровов зрелых семянок колеблется от 100 до 230 мкм из-за различной толщины перикарпия. В области расположения крупных участков механической ткани вокруг проводящих пучков толщина перикарпия от 61—64 (*S. coronata*) до 135 (*S. centauroides*) мкм, в межреберных участках от 25—40 (*S. coronata*) до 76 (*S. centauroides*) мкм.

Зрелый перикарпий представлен экзокарпием и мезокарпием. Экзокарпий образован одним рядом клеток кубовидной (*S. manshurica*, *S. coronata*), овальной (*S. centauroides*), прямоугольной (*S. komarovii*) формы на поперечном срезе. Наиболее крупные клетки располагаются в межреберном пространстве. Клетки экзокарпия *S. manshurica* 10—25 мкм выс., 10—25 мкм шир., у *S. coronata* 7.7—13 мкм выс., 7.6—11 мкм шир. Наиболее мелкие клетки характерны для *S. komarovii*: 4—5.2 мкм выс., 10—25 мкм шир., клетки вытянуты в тангенциальном направлении, и их внутренняя полость заполнена флобафенами. Стенки клеток экзокарпия *S. centauroides* равномерно утолщены, их высота 12—15 мкм, ширина 12.8 мкм.

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки семянок дальневосточных видов рода *Serratula*

Вид	Длина, мм	Ширина, мм		Форма семянок		Характер апикальной части	Цвет	Длина хохолка, мм
		поперечная ось	продольная ось	продольный срез	поперечный срез			
Serratula coronata	6—6.5	1.0	1.5	Продолговато-обратнояйцевидная	Эллиптическая	Без окраины	Соломенно-желтый	10—15
S. manshurica	6.5—7	1.2—1.5	2.2—2.5	То же	То же	То же	То же	10—15
S. centauroides	4.7—5	1.5	2	Обратноконусовидная	Эллиптически-четырехугольная	Неравномерно-городчатая	» »	4.5—5
S. komarovii	6—6.5	1.5	2.2—3	То же	То же	Неровная	Буро-коричневый	5—7

ТАБЛИЦА 2

Анатомические признаки семянок дальневосточных видов рода *Serratula*

Вид	Толщина кутикулы, мкм	Толщина перикарпия, мкм		Размер клеток экзокарпия, мкм (поперечный срез)		Наличие флобафенов в клетках экзокарпия ЭКП	Наличие кристаллов	Наличие секреторных каналов	Размер клеток экзотесты, мкм (продольный срез)		Размер клеток эндосперма, мкм (продольный срез)	
		между ребрами	в ребрах	высота	ширина				высота	длина	высота	длина
Serratula coronata	2.5	25—40	61—64	7.7—13	7.6—11	—	+	—	28—33	10.2	7.5—10	20.5—25.6
S. manshurica	5	30—40	60—75	10—25	10—25	—	+	—	64—66	23.0	7.7—10	30—40
S. centauroides	2.56	51—76	64—135	12—15	12.8	—	—	+	68—70	12.8	7.5—10	17.5—25
S. komarovii	1.3	45—52	77—117	4—5.2	10—25	+	—	+	64	12.8	7.5—10	20—25

Примечание. «+» — наличие признака, «—» — отсутствие признака.

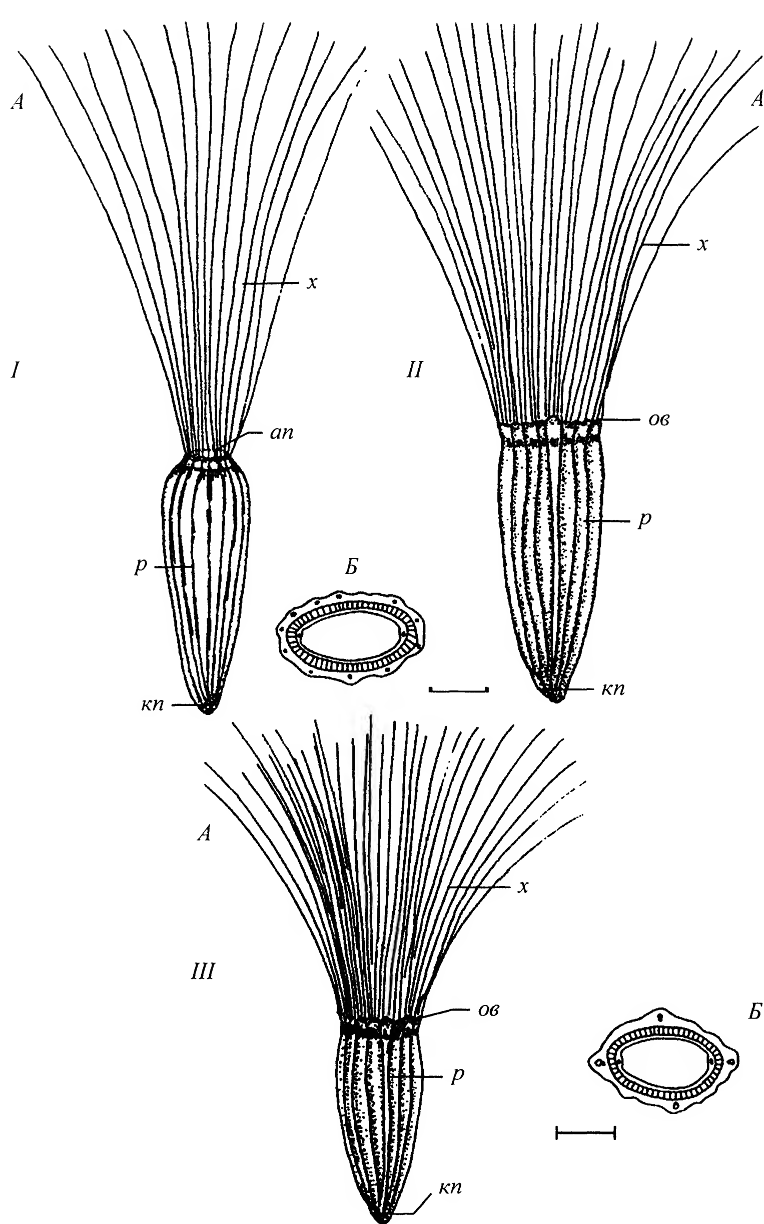


Рис. 1. *Serratula manshurica* (*I*), *S. komarovii* (*II*), *S. centauroides* (*III*); внешний вид семянок (*А*), схема поперечного среза семянок (*Б*).

ап — апикальное плато, *кп* — карпоподиум, *ов* — окраина верхушки, *р* — ребра, *х* — хохолок. Масштабная линейка — 0.2 см.

Мезокарпий дифференцирован на паренхимную и механическую ткани. Паренхимные клетки варьируют по величине, более мелкие располагаются вокруг проводящих пучков и секреторных каналов, а также на границе со спермодермой. Типичные тонкостенные паренхимные клетки характерны для *S. manshurica* и *S. coronata*, а у *S. komarovii* и *S. centauroides* они подвергаются интенсивному утолщению. На границе со спермодермой клетки значительно утолщаются и представлены

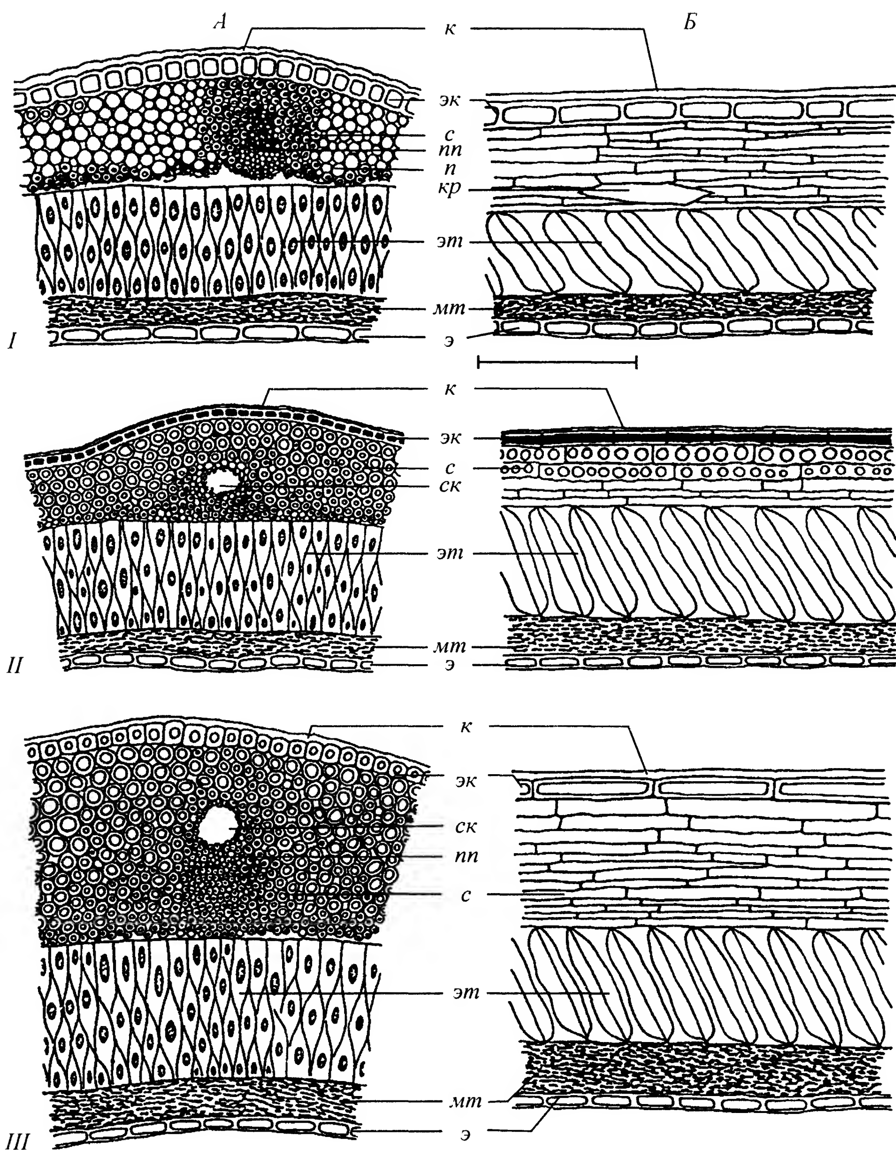


Рис. 2. Анатомическое строение семянок *Serratula manshurica* (*I*), *S. komarovii* (*II*), *S. centauroides* (*III*) на поперечном (*А*) и продольном (*Б*) срезах.

к — кутикула, *кр* — кристалл, *мт* — мезотеста, *п* — паренхимные клетки перикарпия, *пп* — проводящий пучок перикарпия, *с* — склеренхима, *ск* — секреторный канал, *эк* — экзокарпий, *э* — эндосперм, *эт* — экзотеста. Масштабная линейка — 0.1 мм.

в этой области типичными склеренхимными клетками, расположенными в 1—2 (*S. manshurica*, *S. coronata*), 2—3 ряда (*S. komarovii*, *S. centauroides*). Проводящие пучки перикарпия располагаются в его средней части (*S. komarovii*, *S. centauroides*) или примыкают к спермодерме (*S. manshurica*, *S. coronata*). Секреторные каналы схизогенного происхождения с хорошо заметными обкладочными клетками обнаружены у *S. komarovii* и *S. centauroides*. Под каналами располагаются проводящие пучки и иногда образуется воздушная полость. В совокупности механическая ткань,

элементы проводящих пучков и секреторные каналы приводят к возникновению на поверхности семянок продольных ребер. В примыкающих к спермодерме клетках паренхимы перикарпия *S. manshurica*, *S. coronata* обнаружены кристаллы оксалата кальция полигональной формы (продольный срез), 60—70 мкм дл., 4.3 мкм шир.

Спермодерма представлена экзотестой (по происхождению — наружная эпидерма интегумента) и слоем облитерированных клеток (мезотеста). Благодаря интенсивному радиальному росту и мощному вторичному утолщению оболочек клетки экзотесты превращаются в макросклереиды, формирующие однорядный палисадный слой. Высота клеток у *S. coronata* на продольном срезе 28—33 мкм, у остальных видов 64—70 мкм. Макросклереиды располагаются под углом 32—36° к поверхности семянки (продольный срез), в результате этого поперечный срез проходит через несколько клеток и экзотеста на поперечном срезе кажется многорядной. Радиальные стенки клеток сильно утолщены (продольный срез), вследствие этого в клетке остается узкий канал, наружные и внутренние тангенциальные стенки не утолщены. Мезотеста образована слоем сдавленных, но большей частью неразрушенных клеток, ее толщина у всех видов 10—15 мкм.

Эндосперм однорядный. Клетки крупные, прямоугольной формы, вытянуты в тангенциальном направлении, от 17.5—25 (*S. centauroides*) до 30—40 (*S. manshurica*) мкм дл., 7.5—10 мкм выс. (рис. 2).

Сравнительно-стоматографический анализ

Сравнительно-стоматографический анализ широко используется для решения таксономических проблем в различных семействах (Дариев и др., 1982; Баранова, 1992). Сведения о структуре эпидермиса листа *Asteraceae* имеются в ряде работ (Pant, Kidway, 1972; Kästner, 1972; Нинова, 1973; Napp-Zinn, Eble, 1978; Napp-Zinn, Hangst, 1989).

D. Pant и P. Kidway (1972) исследовали процессы формирования устьиц у *Lactuca sativa* L. Структуру эпидермиса листа различных экологических форм 23 видов *Carlina* L. изучил A. Kästner (1972). Он обнаружил, что строение эпидермиса изменяется в зависимости от условий местообитания, а также от сезонных метеорологических условий, и выявил характерные признаки строения эпидермиса листа мезоморфного и ксероморфного типа. Д. Нинова (1973) описала эпидермис листа 35 видов рода *Centaurea* L. и выявила, что комбинации таких признаков, как число устьиц, их размер, форма покровных клеток эпидермы и их число характеризуют отдельные секции, группы видов или отдельные виды и, следовательно, имеют таксономическую ценность.

K. Napp-Zinn и M. Eble (1978) изучили строение устьичного аппарата у 29 видов из 15 родов трибы *Anthemideae* (*Achillea* L., *Anacyclus* L., *Anthemis* L., *Artemisia* L., *Dendranthema* (DC.) DesMoul., *Leucanthemum* Mill., *Matricaria* L. и др.). У всех исследованных видов обнаружены аномоцитный (преобладающий) и анизоцитный типы устьичного аппарата. Диацитный тип также встречается достаточно часто, но полностью отсутствует у родов *Artemisia*, *Tripleurospermum* Sch. Bib., *Otanthus* Hoffmgg. et Link.

Сравнительно-стоматографическое изучение поверхности листа видов рода *Serratula* [2] выявило единый план строения устьичного аппарата и эпидермальных клеток листа. Структура верхней и нижней эпидермы листа (рис. 3, 4) ис-

---

[2] Для выявления таксономической значимости стоматографических признаков в работе приводятся данные сравнительного исследования листа дальневосточных и европейских видов рода *Serratula*.

следованных представителей рода характеризуется рядом общих признаков (табл. 3, 4).

Тип устьичного аппарата листа. Типам устьичного аппарата листа (УА) в настоящее время придается особое таксономическое и эволюционное значение, так как этот признак отличается высокой стабильностью и практически не изменяется в различных экологических условиях в пределах конкретного вида.

У всех исследованных видов рода *Serratula* отмечается наличие аномоцитного типа УА на верхней и нижней сторонах листа. При описании эпидермальных признаков мы следуем классическим определениям побочных и соседних клеток. Побочные клетки окружают замыкающие клетки устьиц и явно отличаются от остальных эпидермальных клеток листа (ЭКЛ) по форме, размерам или структуре; соседние клетки не отличаются от основных ЭКЛ. У всех исследованных видов рода *Serratula* околоустьичные клетки по форме, структуре и размерам не отличаются от основных ЭКЛ. Устьица окружены 3—5, чаще 4 клетками. Иногда наблюдается определенная ориентация соседних клеток: устьица окружены 4 клетками, 2 латеральными и 2 полярными, но так как околоустьичные клетки не отличаются по структуре, форме и размерам от остальных клеток эпидермы, то в данном случае этот тип УА можно отнести к аномоцитному. Кроме того, устьица иногда окружены 3 соседними клетками, из которых одна обычно меньше двух других. В этом случае этот тип УА мы рассматриваем как аномоцитный, так как основные ЭКЛ варьируют по размеру в широких пределах и к устьицу могут прилегать как крупные, так и мелкие клетки, и этот тип нельзя рассматривать как анизоцитный.

Топография устьичного аппарата. Устьица на верхней (ВПЛ) и нижней (НПЛ) поверхностях листа овальные или овально-продолговатые, одиночные, располагаются хаотично. Для каждого исследованного вида характерно наличие устьиц разной величины. Мелкие (25—28 мкм дл., 19.8—25 мкм шир.) встречаются редко; средние (28—33 мкм дл., 25—28 мкм шир.) преобладают, крупные (33—38 мкм дл., 28—33 мкм шир.) встречаются редко. Для всех видов рода *Serratula* характерно варьирование размеров устьиц, что не позволяет использовать этот признак для дифференциации видов.

Как известно, количество устьиц варьирует в очень широких пределах и этот показатель в значительной степени зависит от условий произрастания растений и фазы развития листа. У видов рода *Serratula* количество устьиц на 1 мм^2 ВПЛ колеблется в широком диапазоне (Cv = 68 % — сильновариабельный признак), число устьиц на 1 мм^2 на НПЛ — более стабильный признак (Cv = 28.7 %) (табл. 5). Полностью отсутствуют устьица на ВПЛ у *S. manshurica*. Небольшое количество устьиц на ВПЛ наблюдается у *S. coronata* (28 ± 8) и *S. komarovii* (24 ± 14). Для других видов характерно от 65 до 118 устьиц на ВПЛ. На НПЛ отмечается от 73 до 190 устьиц. Максимальное их количество обнаружено у *S. suffruticosa* (190 ± 20). Наиболее важным признаком для идентификации видов считается частота устьиц (устьичный индекс (УИ) — отношение числа устьиц к числу эпидермальных клеток). У исследованных видов УИ варьирует от 0 до 18.8 % для ВПЛ; от 12.8 до 22 % — для НПЛ. Известно, что УИ характеризует степень ксероморфности вида: чем выше УИ (т. е. чем выше частота устьиц), тем выше степень ксероморфности вида. Данный признак (частота устьиц на ВПЛ) позволяет разделить исследованные виды на 3 группы: 0 % — мезофит (*S. manshurica*); 5.2—5.8 % — мезо-ксерофиты (*S. coronata*, *S. komarovii*); 10—18.8 % — ксерофиты (остальные исследованные виды).

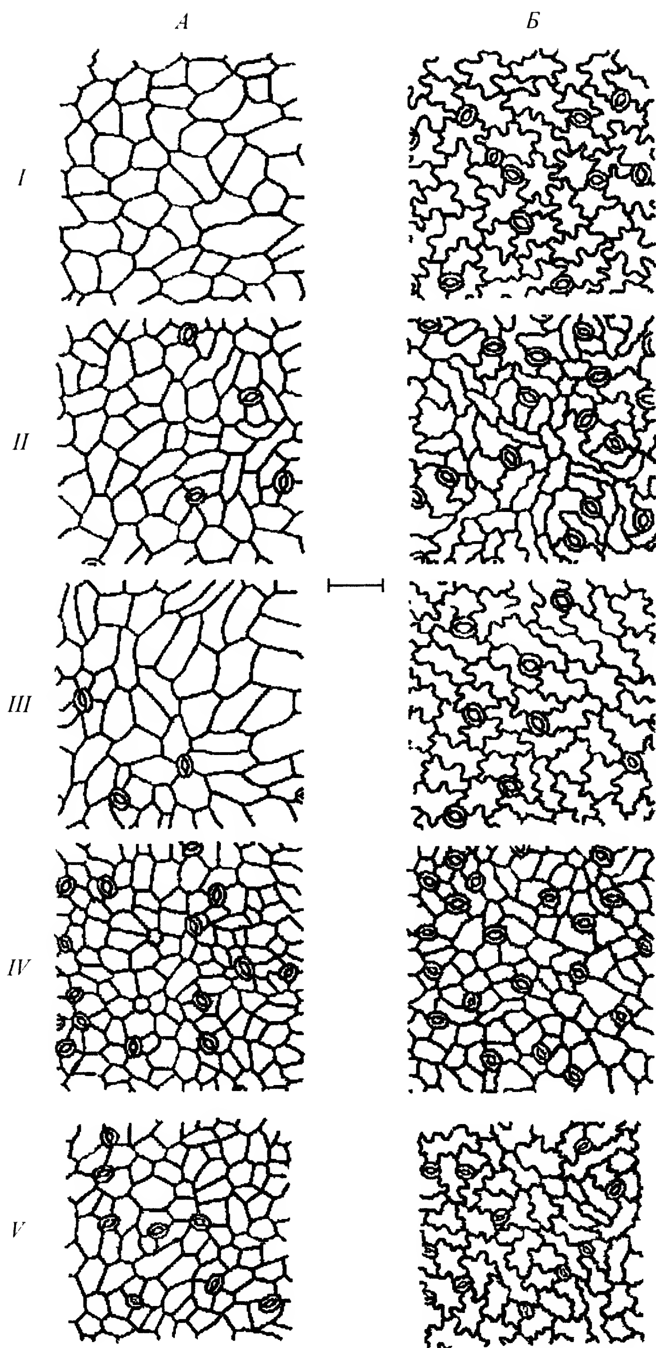


Рис. 3. Верхний (*А*) и нижний (*Б*) эпидермис листа *Serratula manshurica* (*I*), *S. coronata* (*II*), *S. komarovii* (*III*), *S. centauroides* (*IV*), *S. tinctoria* (*V*).

Масштабная линейка — 0.1 мм.

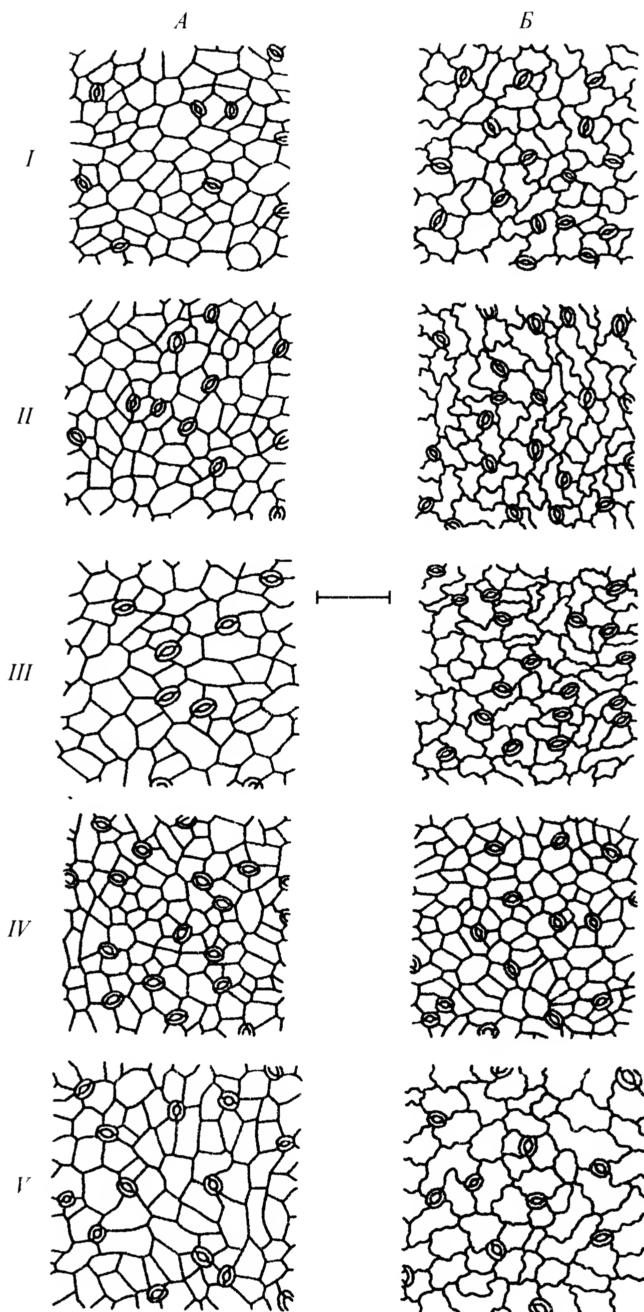


Рис. 4. Верхний (*А*) и нижний (*Б*) эпидермис листа *Serratula radiata* (*I*), *S. lycopifolia* (*II*), *S. marginata* (*III*), *S. suffruticosa* (*IV*), *S. erucifolia* (*V*).

Масштабная линейка — 0.1 мм.

ТАБЛИЦА 3

Морфометрическая характеристика эпидермальных структур видов рода *Serratula*

Секция	Секция *Mastrucium*				Секция *Klasea*				Секция *Serratula*	
Признак \ Вид	*S. manshurica*		*S. coronata*		*S. komarovii*		*S. centauroides*		*S. tinctoria*	
Поверхность листа	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя
Тип листа	а		а		а		а		а	
Форма ЭКЛ	м	н	м	н	н	н	м	м	м	н
Характер АС ЭКЛ	п, д	д, в	п, д	д, в	д, в	в	п, д	д, в	п, д	в
Характер проекции площади ЭКЛ	мн	р	мн	р	р	р	мн	мн	мн	р
Количество ЭКЛ на 1 мм^2	406 ± 27	425 ± 36	513 ± 32	754 ± 54	390 ± 50	392 ± 50	952 ± 70	900 ± 72	520 ± 30	490 ± 30
Размер ЭКЛ, мкм: длина	(51)64—79(90)	(43)56—69(89)	(43)56—64(76)	(30)43—61(81)	(51)64—82(94)	(56)74—77(94)	(17)25—38(51)	(25)35—51	(43)51—66	(38)64—72(89)
Размер ЭКЛ, мкм: ширина	(33)38—43(56)	35—51	(28)38—51(61)	(23)30—38(51)	33—38(51)	(33)38—46(56)	(20)25—38	(20)25—38	(23)30—38(51)	(25)38—51
Амплитуда волны АС ЭКЛ, мкм	0—9	(10)12—18(20)	0	0—9(12.8)	0—2.56	10—18(25.6)	0	0—7(12.8)	0	(7.7)10—12.8(15)
Тип УА	—	ан	ан	ан	ан	ан	ан	ан	ан	ан
Размер устьиц, мкм: продольная ось	—	33.28—38.4	35.84—38.4	35.84—38.4	30.72—38.4	35.84—38.4	30.72—35.8	25.6—35.8	33.3	28.2
Размер устьиц, мкм: поперечная ось	—	25.4—33.8	28.17—33.28	28.16—33.28	28.16	28.16	23.04—25.6	23.04—25.6	25.6—30.7	23—25.6
Число устьиц на 1 мм^2	0	117 ± 18	28 ± 8	155 ± 12	24 ± 14	73 ± 19	118 ± 25	144 ± 20	72 ± 18	115 ± 12
УИ, %	0	21.5	5.17	17.05	5.8	15.7	11.02	13.79	12	20
$УИ_ч$, %	0		0.3		0.37		0.79		0.6	

Примечание. АС — антиклинальные стенки эпидермальных клеток, ЭКЛ — эпидермальные клетки листа, УА — устьичный аппарат, УИ — устьичный индекс, $УИ_ч$ — частный устьичный индекс, «—» — отсутствие признака, а — амфистоматический тип листа, ан — аномоцитный тип устьичного аппарата, в — волнистые антиклинальные стенки, д — дуговидные антиклинальные стенки, г — гипостоматический тип листа, м — многоугольные клетки, мн — проекция клеток многоугольная, н — клетки неправильной формы, п — прямые антиклинальные стенки, р — проекция эпидермальных клеток распластанная.

ТАБЛИЦА 4

Морфометрическая характеристика эпидермальных структур видов рода *Serratula*

Секция	Секция *Klasea*								Секция *Piptochaete*	
Признак / Вид	*S. radiata*		*S. lycopifolia*		*S. marginata*		*S. suffruticosa*		*S. erucifolia*	
Поверхность листа	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя
Тип листа	а		а		а		а		а	
Форма ЭКЛ	м	н	м	н	м	н	м	м	м	н
Характер АС ЭКЛ	п	в	п, д	в	п, д	в	п, д	п, д	п, д	в
Характер проекции площади ЭКЛ	мн	р	мн	р	мн	р	мн	мн	мн	мн
Количество ЭКЛ на 1 мм^2	500 ± 26	580 ± 25	630 ± 50	670 ± 30	350 ± 20	680 ± 20	765 ± 35	780 ± 40	450 ± 40	515 ± 20
Размер ЭКЛ, мкм: длина	38—48(51)	(23)40—49	38—56	38—46(61)	(33)46—72(92)	(38)51—60	33—38(51)	(25)40—46(51)	43—56(72)	(42)49—76
Размер ЭКЛ, мкм: ширина	(26)35—38	20—30(46)	17—38	(25)28—40	(30)38—57	(16)25—35	(23)28—38	(12)25—33(43)	25—40	46—51
Амплитуда волны АС ЭКЛ, мкм	0	(7.7)10—15.4	0	0—5(15)	0—2.56	(10)15—17	0	0	0	0—6.6
Тип УА	ан	ан	ан	ан	ан	ан	ан	ан	ан	ан
Размер устьиц, мкм: продольная ось	26.4—28.2	25.6—28.67	30.7	25.6—28.0(30.7)	28.2—38.4	28.2—30.7	25.6—30.7	25.6—28.2	25.6—30.7	(20.5)25.6—30.7
Размер устьиц, мкм: поперечная ось	19.8—23.0	20.5—25.6	25.6	23.0—25.6	25.6—28.2	23.0—25.6	23.0—28.0	20.5—25.6	23.0—25.6	20.5—25.6
Число устьиц на 1 мм^2	75 ± 10	170 ± 15	65 ± 12	180 ± 10	65 ± 12	100 ± 15	165 ± 15	190 ± 20	85 ± 8	104 ± 24
УИ, %	13	22.6	9.3	21	15.6	12.8	17.7	19.5	18.8	20
УИ$_{ч}$, %	0.575		0.44		1.22		0.907		0.94	

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 3.

ТАБЛИЦА 5

Коэффициенты вариаций (Cv) ряда морфометрических признаков эпидермиса листа видов рода *Serratula*

Признак \ Поверхность листа		Cv, %	
		верхняя	нижняя
Размер ЭКЛ	длина	27.9	22.8
	ширина	16.7	25.8
Количество ЭКЛ на 1 мм^2		34.2	26.8
Число устьиц на 1 мм^2		68	28.7

Важное значение для характеристики эпидермиса и идентификации видов имеет предложенный Kästner (1972) частный устьичный индекс (УИ$_ч$), который является соотношением частоты устьиц ВПЛ к частоте устьиц НПЛ и связывает 4 параметра (число устьиц и число эпидермальных клеток ВПЛ и НПЛ). В случае, когда УИ$_ч$ = 0, устьица на ВПЛ отсутствуют; УИ$_ч$ = 0.5, частота устьиц на ВПЛ в 2 раза меньше, чем на НПЛ; УИ$_ч$ < 1, частота устьиц на ВПЛ меньше, чем на НПЛ; УИ$_ч$ = 1, частота устьиц на ВПЛ и НПЛ одинакова (изолатеральный тип листа); УИ$_ч$ > 1, частота устьиц на ВПЛ выше, чем на НПЛ.

УИ$_ч$ позволил разделить исследованные виды на 4 группы:

1) 0 — устьица на ВПЛ отсутствуют (*S. manshurica*);

2) 0.3—0.7 — частота устьиц на ВПЛ в 2—3 раза меньше, чем на НПЛ (*S. coronata*, *S. komarovii*, *S. radiata*, *S. lycopifolia*, *S. tinctoria*);

3) 0.7—1 — частота устьиц на ВПЛ почти равна частоте на НПЛ (*S. centauroides*, *S. suffruticosa*, *S. erucifolia*);

4) 1 и более — частота на ВПЛ выше, чем на НПЛ, что характерно для *S. marginata*, хотя количество устьиц на 1 мм^2 ВПЛ меньше, чем на НПЛ. Для этого вида характерны очень мелкие ЭКЛ на НПЛ и крупные на ВПЛ, в результате чего УИ верхнего эпидермиса выше, чем УИ нижнего. Это специфическое строение характерно только для данного вида.

Таким образом, число устьиц на единицу поверхности листа (на 1 мм^2) у большей части видов варьирует в очень широких пределах, но при всем разнообразии этот показатель можно использовать для идентификации некоторых видов. УИ, УИ$_ч$ видоспецифичны и также могут быть использованы в диагностике видов.

Форма и число основных эпидермальных клеток. Эпидермальные клетки ВПЛ многоугольные (изодиаметрические или полигональные), с прямыми, дуговидными или неправильной формы, с волнообразными антиклинальными стенками (АС). Проекция эпидермальных клеток ВПЛ многоугольная. Эпидермальные клетки НПЛ многоугольные (*S. centauroides*, *S. suffruticosa*) или неправильной (остальные виды) формы с дуговидными, волнообразными или волнистыми АС. Изогнутость АС нерегулярная. Амплитуда колебаний АС эпидермальных клеток НПЛ варьирует от 0 до 18—25.6 мкм и зависит от фазы развития листа (у молодых листьев степень изогнутости, как правило, меньше). Общей тенденцией для большинства исследованных видов является более сильная изогнутость АС эпидермальных клеток НПЛ. Число основных ЭКЛ на 1 мм^2 ВПЛ более вариабельный признак, чем на НПЛ (34.21 и 26.8 % соответственно). Число ЭКЛ — средневариабельный признак. Размеры ЭКЛ верхнего эпидермиса варьируют от (17)25—38(51) до (33)46—72(92) мкм дл. и (12)25—35 до (30)38—57 мкм шир.; эпидермальные

клетки НПЛ варьируют от (25)35.8—51(69) до (56)74—77(94) мкм дл. и (20)25—38 до 30—51 мкм шир.

Возможность использования числа ЭКЛ как таксономического признака дискуссионна, так как исследования должны быть проведены на большом количестве материала и образцы взяты у растений, находящихся в одной фенофазе, с одного узла и в одной части листовой пластинки. Так, число эпидермальных клеток верхнего и нижнего эпидермиса *S. centauroides* достигает 900—950 клеток на 1 $мм^2$, а у *S. komarovii* только 390—392, т. е. разница в 2.3—2.4 раза, что вряд ли можно считать результатом действия экологических факторов.

Заключение

На основании исследования морфологического и анатомического строения перикарпия плодов выявлены диагностические признаки видов рода *Serratula*: 1) размеры и степень утолщенности стенок клеток экзокарпия; 2) наличие флобафенов в клетках экзокарпия; 3) наличие секреторных каналов; 4) наличие кристаллов оксалата кальция во внутренней зоне перикарпия.

Для исследованных видов характерно специфическое строение клеток экзокарпия. У зрелых семянок *S. manshurica* и *S. coronata* клетки экзокарпия остаются паренхиматическими, у *S. centauroides* стенки клеток сильно утолщены, для *S. komarovii* характерно наличие флобафенов в полости клеток, в результате этого семянки имеют темно-бурую окраску. В ребрах семянок *S. centauroides* и *S. komarovii* находятся секреторные каналы, у *S. manshurica* и *S. coronata* они отсутствуют. Во внутренней зоне перикарпия, прилегающей к спермодерме, у *S. manshurica* и *S. coronata* образуются кристаллы оксалата кальция, что не наблюдается у других исследованных видов. Строение спермодермы сходно у всех исследованных видов и соответствует общему строению спермодермы представителей подтриб *Centaureinae* Dumort. и *Carduinae* Dumort. (*Cardueae* Cass. s. l.), поэтому не является таксономическим признаком, но топография клеток экзотесты является важным диагностическим признаком рода. Выявлены сходство морфолого-анатомической структуры семянок *S. manshurica* и *S. coronata* и значительные различия в структуре покровов семянок видов *S. centauroides* и *S. komarovii*.

Сравнительно-стоматографическое исследование устьичного аппарата и эпидермальных клеток листа *Serratula* позволило выявить ряд диагностических признаков видов: 1) тип листа (амфистоматический или гипостоматический); 2) форму ЭКЛ и характер очертаний их АС; 3) количество основных ЭКЛ на единицу площади и их размер; 4) частоту устьиц на ВПЛ и НПЛ; 5) соотношение частоты устьиц ВПЛ и НПЛ.

Устьица обнаружены на ВПЛ у *S. coronata*, *S. komarovii*, *S. centauroides* (амфистоматический тип листа). У *S. coronata* на ВПЛ обнаружено от 10 до 25 устьиц на 1 $мм^2$. *S. manshurica* и *S. coronata* различаются по показателям УИ, $УИ_ч$. Виды *S. centauroides* и *S. komarovii* отличаются по форме, размеру, количеству основных эпидермальных клеток верхнего эпидермиса. Тип устьичного аппарата у всех изученных *Serratula* однотипен и не является таксономически значимым признаком, но для каждого исследованного вида характерен индивидуальный $УИ_ч$.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-49493, 03-04-07034), а также гранта Президента РФ № МК-2760.2003.04, гранта ДВО РАН № 03-3-Г-06-031.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Эпидермальные структуры и систематическое положение *Austrobaileyaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 1—17.

Баркалов В. Ю. Род *Serratula* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. С. 309—312.

Борисова А. Г. Род *Serratula* // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 268—269.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 477 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Гочу Д. И. Об анатомии семянок некоторых видов *Centaurea* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 2. С. 245—247.

Дариев А. С., Васильев Б. Р., Колодяжный С. Ф. Использование признаков строения листа для систематики трибы *Hibisceae* (*Malvaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1036—1046.

Жирова О. С. Род *Serratula* // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 223—225.

Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. № 4. С. 65—75.

Ильин М. М. Synurus gen. nov. // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1926. Т. 6. Вып. 2. С. 35—36.

Ильин М. М. Новые виды из семейства *Compositae* // Изв. Гл. бот. сада АН СССР. 1928. Т. 27. Вып. 1. С. 80—92.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1907. Т. 3. 853 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Нинова Д. Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1357—1360.

Пешкова Г. А. Род *Serratula* // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. С. 888.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 205 с.

Старченко В. М., Бойко Э. В. Флористические находки на западе Амурской области // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 369—372.

Чаргоглян А. А. Сравнительная анатомия семян некоторых представителей рода *Centaurea* L. // Биол. журн. Арм. 1975. Т. 28. № 7. С. 53—57.

Чернева О. В., Шурухина Е. А. Анализ анатомических структур покровов семянки рода кузиния *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1738—1749.

Черник В. В. Особенности развития и строения семянок *Rhaponticum carthamoides* и *R. scariosum* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1491—1497.

Chu S. Flora Reipublicae Popularis Sinicae (Flora of China). Т. 78 (1). Science Press. 1987. 225 p.

Dittrich M. Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen // Bot. Jahrb. 1968a. Bd 88. S. 70—162.

Dittrich M. Fruchtanatomische und zytologische Untersuchungen an einigen Arten der Gattungen *Rhaponticum* Adans. und *Leuzea* DC. (*Compositae*) // Österr. Bot. Zeitschr. 1968b. Bd 115. H. 4. S. 379—390.

Dittrich M. Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus *Cardueae—Centaureinae* (*Compositae*) // Willdenowia. 1968c. Vol. 5. N 1. P. 67—107.

Dittrich M. Anatomische Untersuchungen an den Früchten von *Carthamus* L. und *Carduncellus* (*Compositae*) // Candollea. 1969. Vol. 24. N 2. P. 263—277.

Dittrich M. Morphologische und anatomische Untersuchungen an Früchten der *Carduinae* (*Compositae*). I. Morphologischer Teil // Candollea. 1970. Vol. 25. N 1. P. 45—67.

Dittrich M. Cynareae — systematic review // The biology and chemistry of the *Compositae* / Ed. by V. H. Heywood, J. B. Harborne, B. L. Turner. London, 1977. P. 999—1015.

Dittrich M. Morphologische und anatomische Untersuchungen an Blüten und Früchten der Gattung *Carlina* (*Compositae*).I Teil // Bot. Jahrb. 1985. Bd 107. S. 591—609.

Dormer K. J. The crystals in the ovaries of certain *Compositae* // Ann. Bot. (Lond.). 1961. Vol. 25. P. 241—254.

Fourment P., Stanislas E., Arnaud J. Le fruit du chardon a glu *Atractylis gummifera* L. (*Composees*). 1. Morphologie et structure des poilsecteurs // Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 1956. T. 47. N 5—6. P. 147—152.

Hanausek T. F. Über das Pericarp und Pericarpsecret der Gattung *Carthamus* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1911. Bd 29. S. 13—18.

Karawya M. S., Hital S. H., El-Hawary S. S. Macro- and micromorphology of *Centaurea calcitrata* L. Part 3 // Egypt. J. Pharm. Sci. 1974. Vol. 15. N 3. P. 335—339.

Kästner A. Blattepidermis-Strukturen bei *Carlina* // Flora. 1972. Bd 161. N 3. S. 225—255.

Kitagawa M. Contributio ad Cognitionem Florae Manshuricae VI // Bot. Mag. Tokyo, 1935. Vol. 49. P. 222—233.

Kitagawa M. Lineamenta Florae Manshuricae. Hsinking, 1939. Vol. 3. Appendix 1. 477 p.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Kitamura S. Compositae Japonicae. Pars Prima. Kyoto, 1937. Vol. 13. 236 p.

Kitamura S. Contributiones ad cognitionem Compositarum Siniarum (III) // J. Jap. Bot. 1947. Vol. 21. P. 51—57.

Lavialle P. Recherches sur le development de l'ovaire en fruit chez les *Composees* // Ann. Sci. Nat. (Paris). 1912. Ser. 9. Vol. 15. P. 39—149.

Ledebour C. F. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1845. Vol. 2. Pars 2. 756 p.

Lee T. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 990 p.

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1237 p.

Maximowicz C. J. Primitiae florae Amurensis. St. Petersbourg, 1859. 504 S.

Nakai T. Koryo Shikenrin-no-Ippan. 1932. P. 64.

Namba T., Kubo M., Mikage M. Studies on the medicinal resources from Taiwan (4) // J. Jap. Bot. 1975. Vol. 50. N 6. P. 180—189.

Napp-Zinn K., Eble M. Beiträge zur Systematischen Anatomie der *Anthemideae*: Die Spaltöffnungsapparate // Plant. Syst. and Evol. 1978. Vol. 130. P. 167—190.

Napp-Zinn K., Hangst K. Studies on the structure of leaf epidermis of chinese *Anthemideae* // Acta Bot. Sin. 1989. Vol. 31. N 5. P. 325—332.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Pant D. D., Kidway P. Development of stomata in *Lactuca sativa* L. // Ann. Bot. (Lond.). 1972. Vol. 36. N 148. P. 1005—1009.

Palibin J. Conspectus Florae Koreae. Petropoli, 1898. 127 p.

Perez-Garcia F., Duran J. M. Fruit anatomy of *Onopordum nervosum* Boiss. (*Asteraceae*) // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 1. P. 35—38.

Schmidt F. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin. St. Petersbourg, 1868. 226 S.

Singh R. P., Pandey A. K. Development and structure of seeds and fruits in *Compositae—Cynareae* // Phytomorphology. 1984. Vol. 34. P. 1—10.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). 1965. Vol. 4. N 1. 78 p.

Wagenitz G., Dittrich M., Damboldt J. Centaurothamnus, eine neue Gattung der *Compositae—Cardueae* aus Arabien // Candollea. 1982. Vol. 37. P. 101—115.

SUMMARY

The taxonomic position of *Serratula coronata* s. l., *S. manshurica* Kitag., *S. komarovii* Iljin, *S. centauroides* L. is questionable. The plant morphology, the morphological and anatomical structure of mature achenes in cross and longitudinal sections, the structure of leaf surface by means of obtaining cuticular membrane have been investigated as an aid to taxonomy of the genus *Serratula*. A comparative analysis has revealed key characters in plant morphology (character of leaf blade dissection), achene morphology (coloration, size) and anatomy (thickness of the of epidermal cell walls in pericarp and localization of phlobaphena), structure of leaf surface (shape, size of epidermal cells and stomata). These characters can be used for studies of *Serratula* taxonomy.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.381.2

© Ю. А. Иваненко,[1] Н. Н. Цвелёв[2]

О РОДЕ *DIPHASIASTRUM* (*LYCOPODIACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

Yu. A. IVANENKO, N. N. TZVELEV. ON THE GENUS *DIPHASIASTRUM* (*LYCOPODIACEAE*) IN THE EASTERN EUROPE

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9, кафедра ботаники
Факс (812) 328-97-03
E-mail: yulana@JI1103.spb.edu
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
Поступила 26.05.2003
Окончательный вариант получен 11.08.2003

Для Восточной Европы приводятся 7 таксонов рода *Diphasiastrum*, из которых *D. alpinum*, *D. tristachyum* и *D. complanatum* принимаются за самостоятельные виды, *D. zeilleri* и *D. issleri* — за гибридогенные виды; в пределах *D. complanatum* s. l. выделены 3 слабо обособленных друг от друга подвида: subsp. *complanatum*, subsp. *hastulatum* и subsp. *montellii*. Выбран неотип *D. complanatum*. В пределах рода наиболее примитивны цилиндрические веточки с очередным расположением одинаковых филлоидов, более продвинуты едва сплюснутые веточки с перекрестнопарным расположением диморфных филлоидов. За наиболее продвинутые приняты сильно сплюснутые, явно дорсивентральные веточки с перекрестнопарным расположением триморфных филлоидов.
Ключевые слова: *Diphasiastrum*, неотип, Восточная Европа.

Виды рода *Diphasiastrum* Holub составляют ветвь или пучок ветвей плауновых (*Lycopodiaceae*), эволюция которых очень рано пошла в направлении перехода к «микрофиллоидности», видоизменения обычных ланцетно-линейных филлоидов плауновых в еще более мелкие чешуевидные (отчасти в результате срастания их с осью побега), что может быть объяснено переходом предков *Diphasiastrum*, приспособленных к затененным и влажным местообитаниям, к открытым, а следовательно, и к более освещенным и сухим местообитаниям. Этот переход может быть связан с появлением таких местообитаний в результате одного из периодов орогенеза. В горах всегда имеются открытые, луговые, скальные или осыпные участки, эволюция обитателей которых может идти в направлении ксероморфогенеза в широком понимании этого процесса, а в более высоких поясах гор — и в направлении криоморфогенеза, результаты которого обычно сходны с результатами ксероморфогенеза.

Как и у плауновых с более крупными филлоидами, дальнейшая эволюция этого рода, вероятно, шла в направлении формирования стелющихся надземных или ползучих подземных корневищеподобных побегов, а в результате вторичного приспособления к более затененным местообитаниям, например, к темнохвойным горным лесам, боковые ветви их вертикальных побегов становились более дорсивентрально сплюснутыми, чем достигалось дополнительное увеличение фотосинтезирующей поверхности. Ведь деспециализация — обратный переход от «микрофиллоидов» к филлоидам — была в этом случае невозможной.

Следствием дорсивентральной сплюснутости боковых ветвей ортотропных побегов можно считать и переход от спирального расположения «микрофиллоидов», которое еще имеется у южнокитайского высокогорного *D. veitchii* (Christ) Holub, японо-курило-камчатского *D. nikoënse* (Franchet et Savat.) Holub и амфитихоокеанского *D. sitchense* (Rupr.) Holub, к перекрестнопарному (декуссатному). Далее прослеживается все бóльшая редукция обращенных книзу вентральных «микрофиллоидов», что хорошо заметно на боковых ветвях ортотропных побегов *D. complanatum* с наиболее выраженной сплюснутостью, несомненно являющейся следствием освоения этим видом наиболее затененных местообитаний. Еще в большей степени редуцирован вентральный филлоид у североамериканского вида *D. digitatum* (A. Braun) Holub. Естественно, что при столь выраженной дорсивентральности побегов значение вентральных «микрофиллоидов» как фотосинтезирующих органов становится минимальным.

Нельзя не отметить удивительное сходство этого направления эволюции плауновых с эволюцией побегов в пределах близких семейств голосеменных растений: *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, где цилиндрические побеги несут очередные, супротивные (у *Metasequoia* Miki) или мутовчатые линейные или ланцетно-линейные листья, которые уже у близкого к можжевельнику (*Juniperus* L.) рода *Sabina* Mill. редуцируются до чешуевидных (тоже результат своего рода ксероморфогенеза!), но на еще почти цилиндрических побегах. Затем в ходе дальнейшей эволюции такие побеги становятся все более дорсивентрально сплюснутыми (особенно у рода *Thujopsis* Sieb. et Zucc.), приобретая очень большое сходство с побегами многих видов *Diphasiastrum*. Стоит отметить, что проростки *Diphasiastrum* имеют почти свободные линейные филлоиды, позднее переходящие в «микрофиллоиды» (Филин, 1978, рис. 63). Сходным образом изменяются в онтогенезе листья видов *Sabina*.

Один из авторов настоящей статьи (Цвелёв, 1993) предположил, что отмеченное сходство не является только конвергентным, и в отличие от листьев — хвоинок родов сем. *Pinaceae* — листья представителей семейств *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* являются по происхождению филлоидами, а эти семейства происходят от каких-то групп вымерших плауновидных. Допуская такую возможность, приходится допускать и возможность значительного эволюционного консерватизма вегетативных органов при относительно быстрой эволюции репродуктивных органов. Это предположение в последнее время подтверждается и существенными отличиями репродуктивных органов порядков *Araucariales*, *Taxodiales* и *Cupressales*, выделяемых в особый класс *Araucariopsida*, от типичных *Pinopsida* s. str. (Бобров, 2002). Мегастробилы у этих трех семейств образованы осью с бректеями, несущими пазушные или адаксиальные семена, подобно спорангиям плауновых.

В Восточной Европе представлены 3 основных вида *Diphasiastrum*: *D. alpinum*, *D. tristachyum* и *D. complanatum*, но в пределах последнего из них — *D. complanatum* s. l. — можно различить 3 связанных переходами подвида: subsp. *complanatum*, subsp. *hastulatum* и subsp. *montellii*. Кроме того, имеются 2 гибридогенных вида, из которых *D. zeilleri* (=*D. tristachyum* × *D. complanatum*) довольно обычен и нередко встречается даже чаще своих родительских видов, а *D. issleri* (=*D. alpinum* × × *D. complanatum*) значительно более редок, что свидетельствует о несколько большей эколого-фитоценотической обособленности *D. alpinum* от 2 остальных видов на территории Европейской России (в Средней Европе *D. issleri* нередок). Еще один гибридогенный вид — *D. oellgaardii* Stoor et al. (1996, Feddes Repert. 107, 3—4 : 154; =*D. alpinum* × *D. tristachyum*) еще более редок и в Восточной Европе пока не найден. По-видимому, это связано с тем, что на этой территории *D. alpinum* и *D. tristachyum* разобщены географически и экологически.

Достаточно очевидно, что 3 основных вида этого рода не выводимы друг от друга, и о степени их эволюционной продвинутости можно судить лишь путем сравнения характерных для них признаков. Выше мы уже отмечали, что все бóльшая сплюснутость боковых ветвей ортотропных побегов, как и их гетерофиллоидность, несомненно являются вторичными признаками по сравнению с цилиндрическими гомофиллоидными ветвями. В этом отношении *D. tristachyum* более примитивен не только по сравнению с *D. complanatum*, но и по сравнению с *D. alpinum*, обладающим заметной гетерофиллоидностью. У последнего вида вентральные филлоиды немного отклонены от оси побега и обычно имеют у своего основания небольшую черешковидную перетяжку, задача которой, как и черешков листьев у покрытосемянных растений, состоит в попытке дать этим филлоидам больше света для фотосинтеза. Детальный анализ 21 признака 13 видов *Diphasiastrum* и филогенетических отношений между этими видами дан в работе J. Wilce (1965), на которой мы не будем здесь останавливаться.

Присутствие длинных плагиотропных побегов, от которых отходят более короткие ортотропные побеги, на первый взгляд, кажется примитивным признаком, широко распространенным у плауновидных. Однако, по мнению одного из авторов настоящей статьи — Н. Н. Цвелёва, эволюция жизненных форм в пределах этого отдела шла теми же путями, что и у покрытосеменных растений (Цвелёв, 1977), у которых вегетативно подвижные формы, по-видимому, всегда вторичны и обычно компенсируют недостаточные возможности полового размножения (например, у гибридогенных таксонов), но значительно раньше. Ведь плауновидные много древнее покрытосеменных. Мы предполагаем, что наиболее примитивными являются слабоползучие или наземно-прямостоячие жизненные формы, характерные для распространенных в России видов рода *Huperzia* Bernh. Дифференциация побегов на плагио- и ортотропные и связанное с этим развитие вегетативной подвижности характерны для эволюционно более молодых родов, таких как *Lycopodium* L., *Diphasiastrum*, *Lycopodiella* Holub.

Очень вероятно, что у плаунообразных эволюция шла от расположения спорангиев в пазухах фотосинтезирующих спорофиллоидов, сходных с обычными филлоидами (как у видов рода *Huperzia*), к стробилам, сидящим на верхушках побегов без каких-либо ножек (как у *Lycopodium annotinum* L.), и затем к стробилам на хорошо развитых ножках, способствующих лучшему рассеиванию спор. Ветвление же ножек стробилов — явно вторичный признак, ведущий к увеличению продукции спор. Отсюда присутствие сидячих одиночных стробилов у *D. alpinum* можно считать примитивным признаком — одним из проявлений мозаичной эволюции. С другой стороны, уменьшение длины ножек у северных и высокогорных популяций плаунов с обычно хорошо развитыми ножками указывает на еще один возможный путь возникновения видов с сидячими стробилами. J. Wilce (1965) считала, что ножка исчезла у *D. alpinum* вторично.

Межвидовая гибридизация распространена у плауновидных не менее широко, чем у папоротниковидных, для которых сетчатый характер их прошлой эволюции можно считать доказанным. Вид *D. tristachyum* явно становится все более редким, «поглощаясь» более активным видом *D. complanatum* и образуя гибрид или, скорее, уже гибридогенный вид *D. zeilleri*. Не исключено, что и более узкопобеговый подвид *D. complanatum* subsp. *hastulatum* в прошлом сформировался как результат некоторой интрогрессии генов *D. tristachyum* в генотип *D. complanatum*. Не случайно I. Kukkonen (1967) указывал на возможность происхождения более криофильного подвида — *D. complanatum* subsp. *montellii* — из каких-то гибридных популяций *D. complanatum* s. l. Гибридогенным так-

сонам *D. zeilleri* и *D. issleri* иногда придают ранг подвидов *D. complanatum* s. l. (например, Jermy, 1993), что, на наш взгляд, делать не стоит, так как межвидовым гибридам больше подходят биноминальные названия. Относительно высокое хромосомное число у видов *Diphasiastrum* — 2n = 46, как и других плауновых, можно считать результатом гибридизации и стабилизации гибридов путем аллополиплоидии в ходе их прошлой эволюции. Указанное ранее некоторыми авторами для этого рода число 2n = 48, по-видимому, является ошибочным (Löve, Löve, 1961).

Ниже мы приводим ключ для определения восточноевропейских таксонов *Diphasiastrum* и их краткий конспект с указанием распространения и критическими замечаниями. Географическое распространение дано по районам, принятым во «Флоре европейской части СССР» (т. 1, 1974). Стоит отметить, что подробные сведения об экологии и географии видов *Diphasiastrum* на Украине имеются в недавно вышедшей книге «Екофлора Украïни» (Дідух, Протопопова, 2000). В опубликованной еще ранее статье (Протопопова, 1974) гибридогенные виды *D. zeilleri* и *D. issleri* (в комбинации с родовым названием *Diphasium* C. Presl ex Rothm.) впервые были указаны для территории Украины.

Diphasiastrum Holub, 1975, Preslia, 47, 2 : 107; Jermy, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 5; Чер. 1981, Сосуд. раст. СССР: 297. — *Diphasium* C. Presl ex Rothm., 1944, Feddes Repert. 54, 1 : 64, p. p. (excl. typo); Rothm., 1964, in Fl. Europ. 1 : 4; А. Бобр., 1974, во Фл. европ. части СССР, 1 : 56.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ТАКСОНОВ *DIPHASIASTRUM*

1. Стробилы сидячие, очень редко на ножках 1—3 мм дл., одиночные. Все филлоиды сходные по величине, но вентральные ланцетные у основания с черешкообразной перетяжкой, реже без черешка, но суженные в основании, отклоненные, с загнутой к оси веточки верхушкой, сильно выпуклые абаксиально. Латеральные филлоиды более или менее завернутые на вентральную (нижнюю) сторону веточек, что придает веточкам ложно-цилиндрическую форму. Плагиотропные (горизонтальные) побеги надземные или погруженные в подстилку, несущие пучки ортотропных (прямостоящих) побегов до 10(15) см выс. . . . . 1. *D. alpinum*.

\+ Стробилы на ножках более 3 мм дл., очень редко сидячие, часто собранные по 2—5. Вентральные филлоиды сидячие, с широким основанием. Латеральные филлоиды не завернутые, редко немного завернутые на вентральную сторону веточек . . . . 2.

2. Плагиотропные побеги глубоко подземные, изредка выходящие на поверхность земли. Подземная часть ортотропного побега вертикальная, бледно-желтоватая, обычно 3—12 см дл., с лопатчатыми, пленчатыми по краям филлоидами. Боковые веточки ортотропных побегов 1—2.5 мм шир. Ножки со стробилами образуются на боковых фертильных ветвях и на главной оси ортотропного побега. Стробилы по 2—8 на длинных (обычно длиннее 4 см) ножках . . . . 3.

\+ Плагиотропные побеги неглубоко погруженные в подстилку, отчасти надземные, реже почти целиком надземные. Подземная (прикрытая подстилкой) часть ортотропного побега восходящая, бледно-желтоватая, обычно до 3 см дл., с ланцетными, реже лопатчатыми филлоидами или ортотропный побег от основания надземный. Боковые веточки ортотропных побегов 1.4—3.5(5) мм шир. Ножки со стробилами образуются на боковых фертильных ветвях ортотропного побега. Стробилы по 1—4(5) на длинных или коротких ножках или сидячие . . . . 4.

3. Корневищеподобные плагиотропные побеги глубоко подземные. Боковые веточки ортотропных побегов лишь немного сплюснутые, четырехгранные, 1---1.6(1.8) мм шир. Системы веточек многократно разветвленные и формирующие густые обратноконусовидные (расширенные кверху) пучки. Свободные пластинки всех филлоидов одинаковой длины, узкотреугольные, у латеральных филлоидов направленные почти параллельно оси веточек. Низбегающие основания вентральных и дорсальных филлоидов одинаково хорошо развиты. Основание свободной пластинки вентральных филлоидов составляет от 1/3 до 2/5 ширины веточки вместе с латеральными филлоидами. Ортотропный побег спороносит один раз, реже на протяжении двух лет (прошлогодних ножек со стробилами обычно нет). Стробилы на ножках по 2—6(8) . . . . 3. *D. tristachyum*.

\+ Корневищеподобные плагиотропные побеги преимущественно подземные, но нередко отчасти выходящие на поверхность земли и зеленеющие. Боковые веточки ортотропных побегов заметно сплюснутые, 1.5—2.5 мм шир. Системы веточек менее интенсивно ветвящиеся, от собранных в рыхлые обратноконусовидные пучки до веерообразно распростертых. Свободные пластинки латеральных филлоидов от серповидно изогнутых к оси веточки до узкотреугольных. Низбегающие основания вентральных филлоидов выражены слабее, чем дорсальных. Основание свободной пластинки вентральных филлоидов составляет около 1/4 ширины веточки, считая свободные части латеральных филлоидов. Ортотропный побег спороносит на протяжении двух или трех лет (часто сохраняются старые ножки со стробилами). Стробилы на ножках по 2—6 . . . . 4. *D. zeilleri*.

4. Свободные части латеральных филлоидов довольно постепенно заостренные, немного серповидно изогнутые к оси веточек. Вентральные филлоиды хорошо развитые, с длинными и выпуклыми низбегающими основаниями и треугольной свободной частью 1.2—2.5 мм дл. Стробилы по 1(2) на коротких ножках до 3 см дл., нередко почти сидячие. Спорофиллоиды треугольные, острые . . . . 2. *D. issleri*.

\+ Свободные части латеральных филлоидов внезапно заостренные, не изогнутые серповидно к оси веточек. Вентральные филлоиды менее развитые, с более короткими основаниями и ланцетно-треугольной до почти шиловидной свободной частью 0.7—1.9 мм дл. Стробилы по 1—4(5) на длинных или коротких ножках. Спорофиллоиды широкояйцевидные до почти полукруглых, на верхушке оттянуто заостренные . . . . 4.

5. Свободные части вентральных филлоидов на более широких (более старых) веточках ортотропных побегов от узколанцетных до почти шиловидных, у основания равные от 1/4 до 1/5 ширины веточки, считая свободные части латеральных филлоидов, которые более крупные, а у основания значительно более широкие. Веточки ортотропных побегов довольно рыхло и обычно веерообразно расположенные, сильно сплюснутые, 1.8— 3.5(5) мм шир. Стробилы по 1--4(5) на длинных (обычно более 4 см дл.) ножках .. . . 5a. *D. complanatum* subsp. *complanatum*.

\+ Свободные части вентральных филлоидов на более широких частях веточек ортотропных побегов ланцетные, у основания равные от 1/3 до 1/4 ширины побега, считая свободные части латеральных филлоидов, от которых они менее отличаются по величине и форме. Веточки ортотропных побегов более тесно расположенные, обычно образующие довольно густые пучки и немного менее сплюснутые, обычно 1.4—2.3 мм шир. Стробилы по 1—2(3) на более коротких (обычно менее 4 см дл.) ножках, редко сидячие . . . . 6.

6. Ортотропные побеги до 15(20) см выс.; веточки их более рыхло расположенные. Стробилы по 1—3 на расставленных ножках очень неравной длины, редко сидячие . . . . 5b. *D. complanatum* subsp. *hastulatum*.

\+ Ортотропные побеги до 10 см выс.; веточки их образуют густые пучки. Стробилы по 1(2) на обычно сближенных ножках более или менее одинаковой длины . . . . 5c. *D. complanatum* subsp. *montellii*.

1. *D. alpinum* (L.) Holub, 1975, Preslia, 47, 2 : 107; Чер., 1981, цит. соч.: 297; Протопопова, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 21; Jermy, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 5; Kukkonen, 1998, in Retkeilykasvio, ed. 4 : 38; id., 2000, in Fl. Nord. 1 : 8; Дідух, Протопопова, 2000, в Екофл. Укр. 1 : 72. — *Lycopodium alpinum* L., 1753, Sp. Pl.: 1104; Ильин, 1934, во Фл. СССР, 1 : 122. — *Diphasium alpinum* (L.) Rothm., 1944, Feddes Repert. 54 : 65; id., 1964, in Fl. Europ. 1 : 2; А. Бобр., 1974, во Фл. европ. части СССР, 1 : 58. (Рис. 1).

Аркт.-Евр., Кар.-Мурм. (Кольский п-ов и сев. Карелия), Дв.-Печ. (сев. и вост.), Волж.-Кам. (Средний Урал), Карп. — Вне Вост. Европы: Сев., Средн., Атл. и Южн. (Пиренеи) Европа, Кавказ, сев.-вост. Турция, Сибирь, Дальний Восток, Сев. Монголия, Сев.-Вост. Китай, Япония, Индия (Сикким), Южн. Азия (Шри Ланка), Сев. Америка (сев.-вост, сев.-зап.). — Описан из Лапландии и Швейцарии. — 2n = 46.

Этот вид, по-видимому, сформировался во время альпийского орогенеза из каких-то вымерших в настоящее время предков, близких к современному амфитихоокеанскому виду *D. sitchense* (Rupr.) Holub, имеющему одиночные сидячие стробилы, но с более примитивным, спиральным расположением «микрофиллоидов» на побегах. Согласно другой гипотезе, ножка была утрачена *D. alpinum* вторично в связи с приспособлением к высокогорным или высокоширотным местообитаниям.

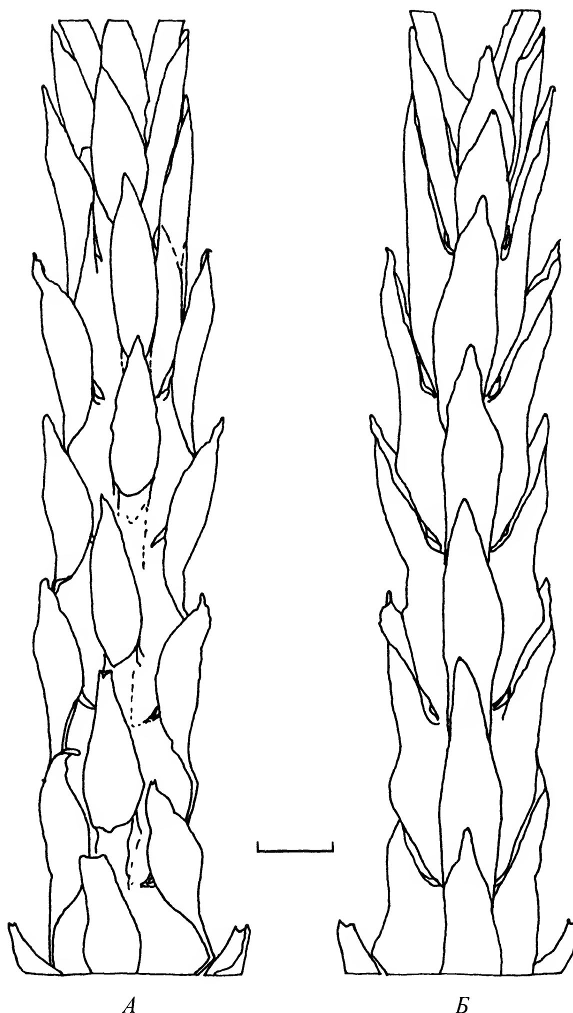


Рис. 1. Фрагмент боковой веточки *Diphasiastrum alpinum* («Мурманская обл., Ю. А. Иваненко, 14.09.1986» — LECB).

А — вентральная сторона, *Б* — дорсальная сторона. Масштабная линейка — 1 мм.

2. *D. issleri* (Rouy) Holub, 1975, Preslia, 47, 2 : 108; Чер., 1981, цит. соч.: 297; Протопопова, 1987, цит. соч.: 21; Дідух, Протопопова, 2000, цит. соч.: 76. — *Lycopodium alpinum* race *issleri* Rouy, 1913, Fl. Fr. 14 : 489. — *Diphasium issleri* (Rouy) Holub, 1960, Preslia, 32 : 423; Протопопова, 1974, Укр. бот. журн., 31, 6 : 692. — *Diphasiastrum complantum* subsp. *issleri* (Rouy) Jermy, 1989, Fern. Gaz. 13 : 260; id., 1993, l. c.: 5. = *D. alpinum* × *D. complanatum*. (Рис. 2).

Кар.-Мурм. (юг Кольского п-ова), Карп. — Вне Вост. Европы: Сев., Средн. и Атл. Европа, Кавказ (Аджария, гора Тбети), Сев. Америка (США: штат Мэн). — Описан из Франции.

В литературе долгое время обсуждался вопрос о происхождении этого гибридогенного вида. J. Wilce (1965) и A. Pacyna (1972) считали его результатом гибридизации *D. alpinum* × *D. tristachyum*, а J. Holub (1975) считал его родительскими видами *D. alpinum* и *D. complanatum*. Родительская формула *D. alpinum* ×

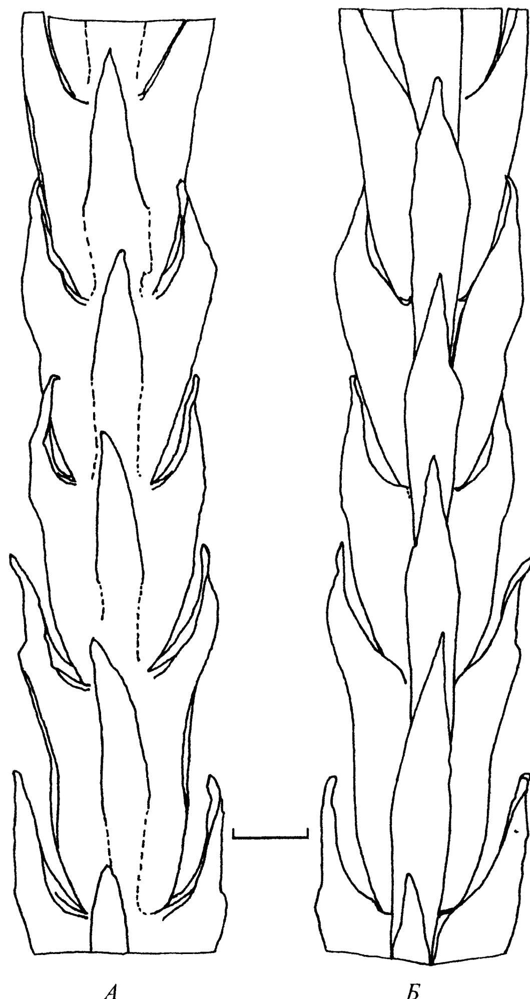


Рис. 2. Фрагмент боковой веточки *Diphasiastrum issleri* («im Riesengebirg, Josephine Kablik», sine num., sine die — LE).

А — вентральная сторона, *Б* — дорсальная сторона. Здесь и далее пунктиром отмечены низбегающие, более или менее выпуклые основания вентральных филлоидов. Масштабная линейка — 1 мм.

× *D. tristachyum* была подтверждена с применением изоэнзимного анализа для нового гибридогенного вида *Diphasiastrum oellgaardii*, описанного из Франции и обнаруженного в Дании, Германии, Австрии, Чехии и Италии (Stoor et al., 1996; Procházka, Harčarik, 1999; Soster, 2001; Štorchová et al., 2001; Horn, Bennert, 2002). Совсем недавно K. Horn и H. W. Bennert (2002), применив изоэнзимный анализ, подтвердили, что родительскими видами *D. issleri* являются *D. alpinum* и *D. complanatum*. Представляет интерес нахождение *D. issleri* на Британских островах и в Аджарии, где, очевидно, в настоящее время не встречается один из его родительских видов — *D. complanatum*. В России *D. issleri* известен только по одному экземпляру: «Лапландия. Оз. Имандра. Вершина горы Кислой на р. Кислой. 27 VIII 1921, С. Григорьев» (MW). Прежнее указание *D. issleri* для Камчатки (Иваненко, 1991) ошибочно и относится к другому гибридогенному виду — *D. takedae* Ivanenko.

3. *D. tristachyum* (Pursh) Holub, 1975, l. c.: 108; Чер., 1981, цит. соч.: 297; Протопопова, 1987, цит. соч., 21; Орлова, 1993, Консп. фл. Волог. обл.: 23; Kukkonen, 1998, l. c.: 71; id., 2000, l. c.: 12; Дідух, Протопопова, 2000, цит. соч.: 78; Цвел., 2000, Опред. сосуд. раст. Сев.-Зап. Рос.: 151; Майоров, 2001, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 106, 2 : 59. — *Lycopodium tristachyum* Pursh, 1814, Fl. Amer. Sept. 2 : 635; Ильин, 1934, цит. соч.: 121. — *L. chamaecyparissus* A. Br. ex Mutel, 1837, in Fl. Fr. 4 : 192. — *Diphasium tristachyum* (Pursh) Rothm., 1944, l. c.: 65; id., 1964, l. c.: 4; А. Бобр., 1974, цит. соч.: 58, p. p.; Протопопова, 1974, Укр. бот. журн., 31, 6 : 690. — *Diphasiastrum complanatum* subsp. *chamaecyparissus* (A. Br. ex Mutel) Kukkonen, 1984, Ann. Bot. Fenn. 21 : 210. (Рис. 3).

Кар.-Мурм. (окр. пос. Кашкаранцы), Дв.-Печ. (юго-запад Вологодской обл.), Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж. (зап.), Волж.-Кам. (Медведовский р-н Мари-Эл, бывший Чердыньский уезд Пермской губ.), Волж.-Дон. (юго-зап. и Мордовия), Днепр. (Волынская и Житомирская обл.). — Вне Вост. Европы: Европа от юга Фенноскандии до гор Франции, Испании и Апеннинских гор, Кавказ (Аджария), сев.-вост. Турция, Зап. Сибирь (Курганская и Тюменская обл.), Сев. Америка. (вост.). — Описан из США (штат Виргиния). — 2n = 46.

По-видимому, довольно древний вид, связанный главным образом с песчаными полянами в борах, верещатниками, каменистыми склонами и скалами. В горах Вогезы (Франция) возобновляется только в нарушенных местообитаниях, в основном на обочинах лесных дорог, и исчезает при восстановлении леса или разрастании вереска (Muller, Jérôme, Horn, 2003). Указание J. Wilce (1965) для Юго-Зап. Китая («Yunnan-Sen, l'Delavay in 1895» — P) вызывает сомнение и нуждается в подтверждении. Указания для севера Европейской России (А. Е. Бобров, 1974, и др.) большей частью ошибочны и относятся к *D. complanatum* subsp. *hastulatum*, однако имеется изолированное местонахождение *D. tristachyum* на Терском берегу Кольского п-ова: «Кашкаранцы, сосновый лес беломошник в 3 км на север от поселка, 15.08.1957, О. И. Кузенева, А. Д. Дряхлова» (Гербарий Полярно-Альпийского бот. сада). Возможно, это или близкое к нему местонахождение имела в виду Wilce (1965), указывая *D. tristachyum* для Кандалакшского залива Белого моря.

4. *D. zeilleri* (Rouy) Holub, 1975, l. c.: 108; Чер., 1981, цит. соч.: 297; Протопопова, 1987, цит. соч.: 22; Kukkonen, 1998, l. c.: 39; id., 2000, l. c.: 12; Цвел., 2000, цит. соч.: 151. — *Lycopodium alpinum* race *zeilleri* Rouy, 1913, Fl. Fr. 14 : 491. — *Diphasium zeilleri* (Rouy) Damboldt, 1963, Ber. Bayer. Bot. Ges. 36 : 26; Протопопова, 1974, Укр. бот. журн., 31, 6 : 691. — *Diphasiastrum complanatum* subsp. *zeilleri* (Rouy) Kukkonen, 1986, Acta Bot. Fenn. 23, 3 : 265; id., 1998, l. c.: 39; Jermy, 1993, l. c.: 5. = *D. complanatum* × *D. tristachyum*. (Рис. 4).

Кар.-Мурм. (крайний юг), Дв.-Печ. (юго-зап.), Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Волж.-Дон. (зап.), Днепр. (зап., сев.). — Вне Вост. Европы: Фенноскандия и Средн. Европа, Зап. Сибирь (на востоке до Новосибирской и Томской обл.), Сев. Америка (вост.). — Описан из Франции. — 2n = 46.

Этот гибрид *D. complanatum* × *D. tristachyum* уже стал гибридогенным видом, так как часто встречается при отсутствии одного из родительских видов. В Ленинградской обл. (Миняев, 1981) и в Белоруссии (по устному сообщению белорусских ботаников) он встречается чаще типичных клонов одного из его предков — *D. tristachyum*, который имеет тенденцию к вымиранию. В Финляндии он также распространен шире, чем *D. tristachyum*, местонахождения которого имеются только на крайнем юго-западе. В Новосибирской и Томской областях известно несколько местонахождений *D. zeilleri*, а *D. tristachyum* до сих пор не най-

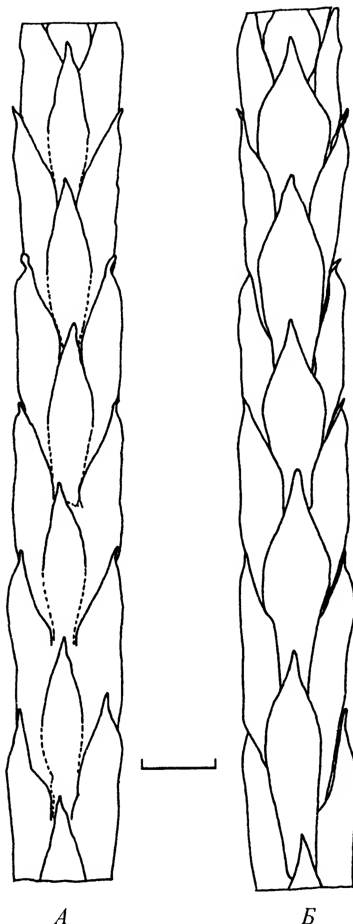


Рис. 3. Фрагмент боковой веточки *Diphasiastrum tristachyum* («Псковская обл., Ю. Цинзерлинг, 10.08.1923» — LE).

А — вентральная сторона, *Б* — дорсальная сторона. Масштабная линейка — 1 мм.

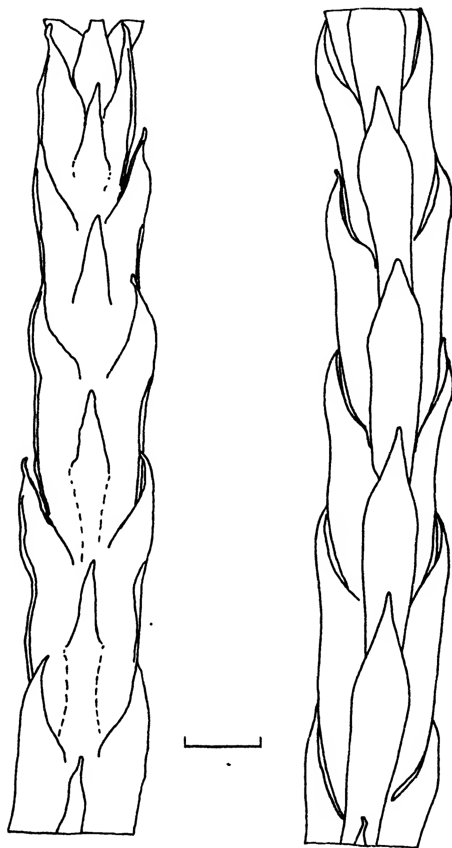


Рис. 4. Фрагмент боковой веточки *Diphasiastrum zeilleri* («Ленинградская обл., Ю. Д. Гусев, № 427. 31.07.1956» — LE).

А — вентральная сторона, *Б* — дорсальная сторона. Масштабная линейка — 1 мм.

ден и, вероятно, не встречается восточнее Тюменской области (Науменко, Иваненко, 1999).

5. *D. complanatum* (L.) Holub, 1975, l. c.: 108; Чер., 1981, цит. соч.: 297; Протопопова, 1987, цит. соч.: 21; Jermy, 1993, l. c.: 5, excl. subsp.; Kukkonen, 2000, l. c.: 10; Дідух, Протопопова, 2000, цит. соч.: 74; Цвел., 2000, цит. соч.: 151. — *Lycopodium complanatum* L., 1753, l. c.: 1104. — *L. anceps* Wallr., 1840, Linnaea, 14 : 676; Ильин, 1934, цит. соч.: 121. — *Diphasium complanatum* (L.) Rothm., 1944, l. c.: 64; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 58.

Этот вид может быть разделен на 3 слабо обособленных друг от друга таксона, которым мы придаем ранг подвидов. В линнеевских гербариях нет экземпляров, которые можно было бы принять за тип *Lycopodium complanatum* (Wilce, 1965). Очевидно, в связи с этим B. Jonsell и C. E. Jarvis (1994) в работе, посвященной лектотипификации линнеевских названий растений из Северной Европы, не предложили лектотипа для *L. complanatum*. Поэтому мы предлагаем считать неотипом

этого вида следующий экземпляр из Швеции: Neotypus speciei *Lycopodium complanatum* L. (Ivanenko, Tzvelev, hoc loco): «G. Samuelsson. Pl. Suecicae exsiccatae. Ed. E. Hultén. N 7. *Lycopodium complanatum* L. ssp. *anceps* (Wallr.) Aschers. et Graebn. Prov. Norrbotten, Mjölkuddberget prope urbem Luleå. 31 Aug. 1931. Leg. H. Svenonius» (LE!, isoneotypi in Herbariis aliis multis). У растений избранного образца боковые веточки сильно сплюснутые, широкие, а стробилы расположены по 2—3 на ножке.

5а. *D. complanatum* subsp. *complanatum*. (Рис. 5).

Кар.-Мурм., Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Волж.-Дон., Карп., Днепр., Заволж. (Южн. Урал). — Вне Вост. Европы: почти вся остальная часть Европы кроме крайнего севера и юга, а также Британских островов, Сибирь, Дальний Восток, Сев. Монголия, Сев.-Вост. Китай,

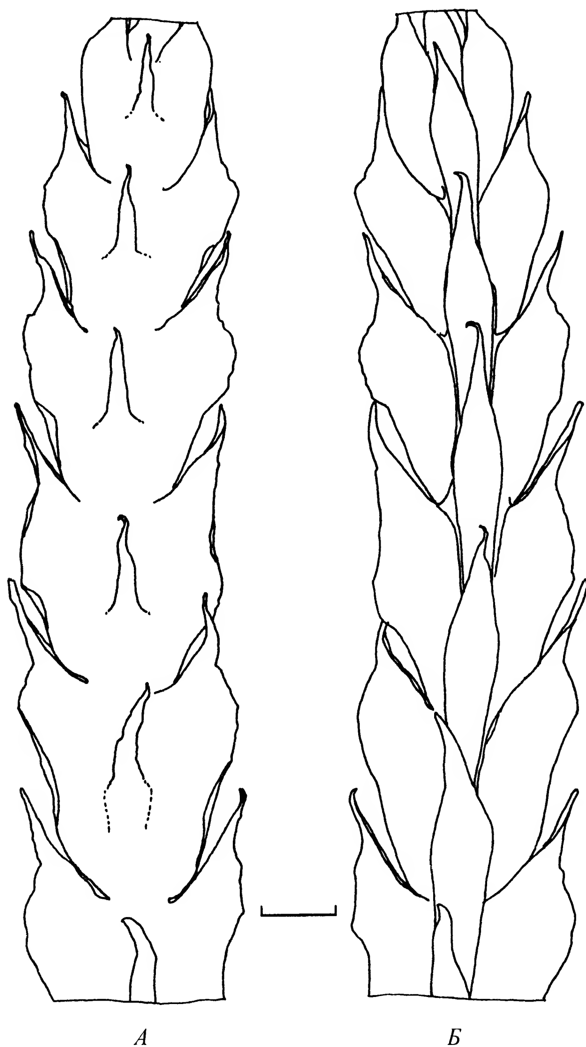


Рис. 5. Фрагмент боковой веточки *Diphasiastrum complanatum* subsp. *complanatum* («Ленинградская обл., Ю. Д. Гусев, 26.09.1971» — LE).

А — вентральная сторона, *Б* — дорсальная сторона. Масштабная линейка — 1 мм.

п-ов Корея, Япония, Сев. Америка. — Описан из Европы и Сев. Америки (неотип: см. выше). — 2n = 46.

Этот подвид имеет сильно сплюснутые и расширенные боковые веточки ортотропных побегов, а также уменьшенные вентральные филлоиды, являясь довольно высоко специализированным как результат приспособления какого-то более светолюбивого предка к обитанию в тенистых темнохвойных лесах. Боковые веточки ортотропных побегов у него часто располагаются почти вееровидно и имеют более темную окраску по сравнению с другими подвидами, что также является результатом приспособления к затенению.

5b. **D. complanatum subsp. hastulatum (Sipl.) Ivanenko et Tzvelev comb. et stat. nov.** — *Diphasium hastulatum* Sipl., 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 348, рис. 1. — *Lycopodium tristachyum* auct. non Pursh: Кузнецова, 1953, во Фл. Мурм. обл. 1 : 81, карта 31; Толм. 1960, в Аркт. фл. СССР, 1 : 61. — *Diphasium tristachyum* auct. non (Pursh) Rothm.: А. Бобр. 1974, цит. соч.: 58, р. р.; Толм. и др. 1974, во Фл. сев.-вост. европ. части СССР, 1 : 63, р. р. (Рис. 6).

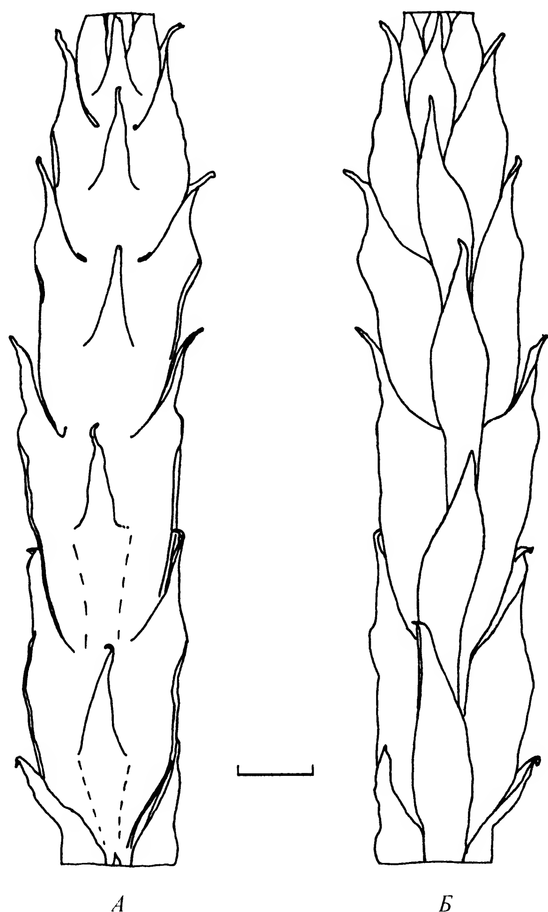


Рис. 6. Фрагмент боковой веточки *Diphasiastrum complanatum* subsp. *hastulatum* («Бурятия, В. Н. Сипливинский, 13.09.1971» — LE).

А — вентральная сторона, *Б* — дорсальная сторона. Масштабная линейка — 1 мм.

Аркт.-Евр., Кар.-Мурм. (сев. и близ побережья Белого моря), Дв.-Печ., Волж.-Кам. (Урал). — Вне Вост. Европы: Фенноскандия, Сибирь и Дальний Восток, Сев. Америка (сев.-зап.). — Описан с побережья Байкала.

Имеет более узкие и более скученные боковые веточки ортотропных побегов и менее различающиеся по форме и ширине латеральные и вентральные филлоиды по сравнению с типовым подвидом, и в этом отношении отчасти сходен с *D. zeilleri*, но имеет только надземные плагиотропные побеги и стробилы обычно в числе 1—3 на более коротких ножках. Широко распространен в Сибири и на Дальнем Востоке, откуда заходит в северные районы Вост. Европы. В отношении происхождения этого подвида можно предложить несколько гипотез, хотя предположение В. Н. Сипливинского (1973) о его происхождении в результате гибридизации *D. alpinum* × *D. complanatum* s. str. наименее вероятно, так как никаких четких признаков *D. alpinum* у него не обнаруживается, а наличие небольшого количества почти сидячих стробилов у типа этого подвида связано с более суровыми условиями существования в более континентальном климате. Вполне возможно происхождение subsp. *hastulatum* в результате более значительной интрогрессии генов *D. complanatum* s. str. в генотип *D. tristachyum* по сравнению с *D. zeilleri*, чем можно объяснить некоторое внешнее сходство subsp. *hastulatum* с этим последним таксоном. Затем можно считать subsp. *hastulatum* просто дериватом subsp. *complanatum*, приспособленным к более суровым условиям обитания. Эта гипотеза хорошо согласуется с ареалом subsp. *hastulatum*, однако переход от более специализированных, сильно сплюснутых и гетерофиллоидных веточек ортотропных побегов к менее специализированным у subsp. *hastulatum* очень сомнителен. Наконец, можно считать subsp. *hastulatum* предковым по отношению к subsp. *complanatum*, что хорошо согласуется с морфологией этих подвидов. Subsp. *hastulatum* более светолюбив по сравнению с типовым подвидом (он особенно характерен для лиственничных лесов), а по большей скученности ортотропных побегов приближается к *D. tristachyum*, что лучше согласуется с первой из приведенных гипотез. Различия в размерах ареала в этом случае не имеют значения, так как предковые виды часто имеют значительно меньшие ареалы по сравнению с их гибридогенными потомками. Меньшее количество стробилов на более коротких ножках можно считать, исходя из выше сказанного, и более примитивным признаком. В настоящее время мы не можем отдать предпочтение ни одной из трех предложенных нами гипотез.

5c. *D. complanatum* subsp. *montellii* (Kukkonen) Kukkonen, 1984, Ann. Bot. Fenn. 21 : 210; id., 1998, l. c.: 38; id., 2000, l. c.: 11; Jermy, 1993, l. c.: 5. — *Diphasium complanatum* subsp. *montellii* Kukkonen, 1970, Ann. Bot. Fenn. 7, 1 : 142. — *D. complanatum* subsp. *complanatum* var. *montellii* Kukkonen, 1967, Ann. Bot. Fenn. 4 : 469, nom. inval. — *Diphasiastrum montellii* (Kukkonen) Min. et Ivanenko, 1986, Бот. журн. 71, 8 : 1126. (Рис. 7).

Аркт.-Евр. (Кольский п-ов, Малоземельская и Большеземельская тундра), Кар.-Мурм. (Кольский п-ов), Дв.-Печ. (вост. побережье Белого моря, бассейны Мезени, Печоры и Усы), Волж.-Кам. («Соликамский уезд, Острый Камень по р. Типыле, 2 VIII 1886, Ф. Теплоухов»). Вне Вост. Европы: Сев. Фенноскандия. — Описан из Финляндии («Lapponia kemensis, reindeer lichenhearth near Muonio church, 6 IX 1915, J. Montell» — H).

Формирование этого подвида из предыдущего, по-видимому, связано с последним оледенением Европы. Для него характерны небольшие общие размеры довольно густых пучков боковых веточек ортотропных побегов и обычное формирование многочисленных тесно сближенных одиночных стробилов на коротких (1—

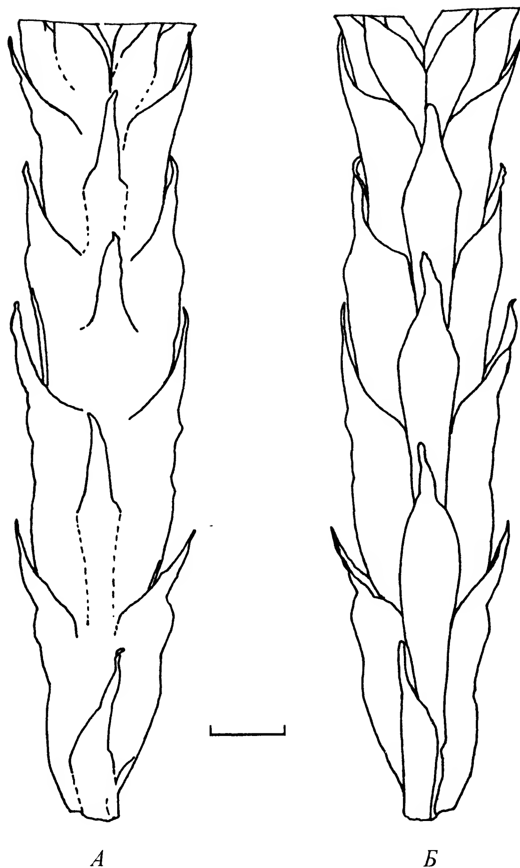


Рис. 7. Фрагмент боковой веточки *Diphasiastrum complanatum* subsp. *montellii* («Lapponia Kemensis. J. Montell, 19.09.1915» — LE).

А — вентральная сторона. *Б* — дорсальная сторона. Масштабная линейка — 1 мм.

4 см дл.) ножках. Последняя особенность изредка встречается и у некоторых особей других подвидов, например, у образцов subsp. *complanatum* из Ленинградской обл.: «Лужский р-н, песчаный холм близ Плотичьего оз. на Липовых горах, 17 IX 1927, С. Ганешин» и «Окр. Райвола (Репино), 1887, В. Траншель» (LE), у которых она явно является результатом аномального развития ортотропных побегов. Морфологическая граница между subsp. *hastulatum* и subsp. *montellii*, пожалуй, выражена еще слабее, чем между subsp. *hastulatum* и subsp. *complanatum*. Отметим, что при объединении subsp. *hastulatum* и subsp. *complanatum* в один вид приоритетно название *D. hastulatum*, хотя в ранге подвида приоритетно название subsp. *montellii*. Kukkonen (1967) отмечает, что subsp. *montellii*, возможно, происходит от некоторых гибридных форм *D. complanatum* × *D. tristachyum*, так как имеет много недоразвитых спор в стробилах, что согласуется с приведенной выше гипотезой гибридного происхождения subsp. *hastulatum*. Однако позднее Kukkonen (Hämet-Ahti, Kukkonen, 1984) высказывает сомнение о связи subsp. *montellii* с гибридами такого происхождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А. Е. Плауновые — *Lycopodiaceae* // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 54—58.

Бобров А. Е. Филогения хвойных (анализ современных представлений). М., 2002. 194 с.

Дідух Я. П., Протопопова В. В. Род *Diphasiastrum* // Екофлора України. Київ, 2000. Вип. 1. С. 72—79.

Иваненко Ю. А. Проблема гибридного происхождения *Diphasiastrum issleri* (*Lycopodiaceae*) и распространение этого вида в СССР // Вест. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1991. Вып. 4. № 24. С. 28—31.

Миняев Н. А. Сем. *Lycopodiaceae* Beauv. ex Mirb. — Плауновые // Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. Л., 1981. С. 38—39.

Науменко Н. И., Иваненко Ю. А. Определитель сосудистых растений Южного Зауралья. 1. Плауны, хвощи, папоротники и голосеменные. Курган, 1999. 87 с.

Протопопова В. В. Нові для України види роду *Diphasium* C. Presl // Український ботанічний журнал. 1974. Т. 31. № 6. С. 690—694.

Сипливинский В. Н. Заметки о байкальской флоре, 1 // Новости сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 345—355.

Филин В. Р. Класс плауновые (*Lycopsida*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 104—112.

Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 404 с.

Цвелёв Н. Н. О первичной жизненной форме покрытосемянных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 1. С. 79—88.

Цвелёв Н. Н. Эволюция фитомера у высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 53—60.

Hämet-Ahti L., Kukkonen I. Nomenclatural combinations of Finnish vascular plants // Ann. Bot. Fenn. 1984. Vol. 21. N 2. P. 209—211.

Holub J. Notes on some species of *Diphasiastrum* // Preslia. 1975. Vol. 47. N 3. P. 232—240.

Horn K., Bennert H. W. Diphasiastrum oellgaardii Stoor et al. (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*), eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora von Österreich // Phyton. 2002. Bd 42. N 1. S. 125—148.

Jermy A. C. Diphasiastrum // Flora Europaea. Ed. 2. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 4—5.

Jonsell B., Jarvis C. E. Lectotypification of Linnaean names for Flora Nordica Vol. 1 (*Lycopodiaceae—Papaveraceae*) // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. N 2. P. 145—164.

Kukkonen I. Studies on the variability of *Diphasium* (*Lycopodium*) *complanatum* // Ann. Bot. Fenn. 1967. Vol. 4. P. 441—470.

Löve Á., Löve D. Some nomenclatural changes in the European flora. I. Species and supraspecific categories // Bot. Not. 1961. Vol. 114. Fasc. 1. P. 33—47.

Muller S., Jérôme C., Horn K. Importance of secondary habitats and need for ecological management for the conservation of *Diphasiastrum tristachyum* (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*) in the Vosges Mountains (France) // Biodiversity and Conservation. 2003. Vol. 12. P. 321—332.

Pacyna A. Biometrics and taxonomy of the polish species of the genus *Diphasium* Presl // Fragm. Flor. Geobot. 1972. Vol. 18. N 3—4. P. 255—297.

Procházka F., Harčarik J. New localities of *Diphasiastrum* species in the Krkonoše Mts. and elsewhere in the Czech Republic where three or more species are recorded // Preslia. 1999. Vol. 71. N 3. P. 193—215.

Soster M. Diphasiastrum issleri (Rouy) Holub e *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor et al. in Italia // Boll. Mus. Reg. Sci. nat. Torino. 2001. Vol. 18. N 1. P. 203—208.

Stoor A. M., Boudrie M., Jérôme C. et al. *Diphasiastrum oellgaardii* (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*), a new lycopod species from Central Europe and France // Feddes Repert. 1996. H. 107. N 3—4. S. 149—157.

Štorchová H., Procházka F., Horn K., Pavlíčko A. Diphasiastrum oellgaardii — novy druh moravske kveteny // Zprávy Čes. Bot. Společ. 2001. Vol. 36. P. 77—80.

Wilce J. H. Section *Complanata* of the genus *Lycopodium* // Beihefte Nova. Hedw. 1965. H. 19. 233 S.

SUMMARY

7 taxa of the genus *Diphasiastrum* are cited for Eastern Europe (within the limits of the former USSR). *D. alpinum*, *D. tristachyum*, *D. complanatum* are considered as three distinct species and can hardly be considered as derived from each other. 2 species — *D. zeilleri* and *D. issleri* — are regarded as hybridogenous. Within *D. complanatum* s. l. 3 weakly segregated subspecies are distinguished: subsp. *complanatum*, subsp. *hastulatum* and subsp. *montellii*. The neotype of *D. complanatum* is designated. Within the genus, the cylindrical ultimate branchlets with spirally arranged similar phylloida are considered as the most primitive, the weakly flattened ultimate branchlets with dimorphic decussate phylloida as more advanced. The strongly flattened, evidently dorsiventral ultimate branchlets with trimorphic decussate phylloida are considered as the most advanced.

УДК 582.669.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© С. С. Иконников

ДВА НОВЫХ РОДА СЕМЕЙСТВА *CARYOPHYLLACEAE* ИЗ АФГАНИСТАНА

S. S. IKONNIKOV. TWO NEW GENERA OF THE FAMILY *CARYOPHYLLACEAE* FROM AFGHANISTAN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.02.2003
Окончательный вариант получен 19.06.2003

Приведено обоснование выделения двух новых родов сем. *Caryophyllaceae*: *Kabulianthe* (Rech. f.) Ikonn. и *Czeikia* Ikonn.

Ключевые слова: *Kabulianthe*, *Czeikia*, новые роды *Caryophyllaceae*, Афганистан.

Род *Acanthophyllum* C. A. Mey. s. l. (*Caryophyllaceae*) весьма гетерогенный. В нем есть группа видов, которые в разное время относились то к роду *Saponaria* L., то к роду *Gypsophila* L., то к роду *Acanthophyllum*, но ни в один из этих родов они не входят. По нашему мнению, эти виды правильнее выделить в самостоятельные роды.

1. Род Kabulianthe (Rech. f.) Ikonn. gen. nov. — *Gypsophila* L. subgen. *Kabulianthe* Rech. f., 1988, Fl. Iran. 163 : 244.

A genere *Gypsophila* L. s. str. calyce anguste tubuloso, distincte costato, staminibus longissimis et capsula monosperma differt.

От рода *Gypsophila* L. s. str. отличается узкотрубчатой чашечкой с четкими жилками, очень длинными тычинками и односемянной коробочкой.

Тип: *K. honigbergeri* (Fenzl) Ikonn. (=*Saponaria honigbergeri* Fenzl).

Монотипный род. Эндемик Афганистана.

Kabulianthe honigbergeri (Fenzl) Ikonn. comb. nov. — *Saponaria honigbergeri* Fenzl, 1836, in Endl. et Fenzl, Sert. Cabul: 3, tabl. 2. — *Gypsophila honigbergeri* (Fenzl) Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 588; Rech. f., 1988, Fl. Iran. 163 : 245. — *Acanthophyllum honigbergeri* (Fenzl) Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 182.

Тип: «E montibus prope Kabul. M. Honigberger» (G, W).

Распространен на востоке Афганистана, в растительных сообществах с *Cercis griffithii* и *Pistacia vera* на высоте 1900—3000 м над ур. м.

Эндемик Афганистана.

Понять этот вид стало возможно благодаря получению гербарного материала из Венского гербария (W) и хорошим иллюстрациям по типу этого во «Flora iranica» (Rechinger, 1988, tab. 300).

H. Schiman-Czeika (1988) во «Flora iranica» провела критический пересмотр рода *Acanthophyllum* C. A. Mey. и выделила группу из 4 видов в секцию *Scapiflora* Schiman-Czeika, отличающуюся своеобразным строением соцветий и обликом растений. По нашему мнению, эти виды не могут рассматриваться в составе рода *Acanthophyllum*, и мы относим их к новому роду *Czeikia* Ikonn.

2. Род Czeikia Ikonn. gen. nov. — *Acanthophyllum* C. A. Mey. sect. *Scapiflora* Schiman-Czeika, 1988, in Rech. f., Fl. Iran. 163 : 324.

A genere *Acanthophyllum* C. A. Mey. s. str. inflorescentia plerumque multiflora, densa, terminali; foliis scapo nudo 2—5-plo brevioribus, petido destitutis caule basi dense foliato differt.

Typus: *C. scapiflora* (Akhtar) Ikonn. (=*Gypsophila scapiflora* Akhtar).

От рода *Acanthophyllum* C. A. Mey. s. str. отличается плотным многоцветковым верхушечным соцветием, а также листьями, короче безлистной стрелки в 2—5 раз, скученными в основании стебля.

Тип: *C. scapiflora* (Akhtar) Ikonn. (=*Gypsophila scapiflora* Akhtar).

Род, эндемичный для Афганистана, включающий 4 вида.

Genus haec in honorem botanici austriensis generis *Acanthophyllum investigatoris* H. Schiman-Czeika denominatum est.

Род назван в честь монографа рода *Acanthophyllum* австрийского ботаника H. Schiman-Czeika.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CZEIKIA*

1. Лепестки двунадрезанные с долями около 0.75 мм дл. Чашечка 4—6 мм дл. . . . . . . 4. *C. biloba*.
\+ Лепестки цельные. Чашечка 3—5 или 6—8 мм дл. . . . . 2.
2. Укороченные ветви всегда расположены очередно. Ножка соцветия 3—8 см дл. . . . 2. *C. acerosa*.
\+ Укороченные ветви всегда расположены попарно. Ножка соцветия 1.5—7 см дл. . . . . 3.
3. Брактеи ланцетные, с остроконечием 1.5—2 мм дл. Листья более 10 мм дл. . . . . 3. *C. scapiflora*.
\+ Брактеи узко-треугольные и почти не колючие, без остроконечия. Листья короче 10 мм дл. . . . . 1. *C. lamondiae*.

1. Czeikia lamondiae (Schiman-Czeika) Ikonn. comb. nov. — *Acanthophyllum lamondiae* Schiman-Czeika, 1988, in Rech. f., Fl. Iran. 163 : 325.

Тип: «E. Afghanistan: jafi: inter Ali Khel et Kabul inter Dre Kalla et Shinkay, in summo jugo Shuturgardan, 3300 m. 11.7. 1965. j. Lamond, N 2536» (E).

Эндемик восточного Афганистана, обитающий на высоте 2900—3300 м над ур. м.

2. C. acerosa (Boiss.) Ikonn. comb. nov. — *Saponaria acerosa* Boiss., 1854, Diagn. Pl. Or. Nov., ser. 2, 1 : 69. — *Gypsophila acerosa* (Boiss.) Boiss., 1867, Fl. Or. 1 : 858. — *Acanthophyllum acerosum* (Boiss.) Barkondah, 1962, Wentia 9 : 180, non Sosn., 1915. — *A. anisocladum* Schiman-Czeika, 1988, in Rech. f., Fl. Iran. 163 : 326.

Тип: Афганистан: «In jugo Hajidak, W. Griffith, 1008» (K, isotypus — LE).

Эндемик Афганистана, произрастает на высоте 2000—3600 м над ур. м.

3. C. scapiflora (Akhtar) Ikonn. comb. nov. — *Gypsophila scapiflora* Akhtar, 1940, Indian. Forester 66 : 606. — *Acanthophyllum scapiflorum* (Akhtar) Schiman-Czeika, 1988, in Rech. f., Fl. Iran. 163 : 328.

Тип: Афганистан: «Tung-a-Charoo (= Tangi-Charu), growing willd on hillides. Akhtar, N 85869» (DD).

Эндемик восточного Афганистана, встречается в низкогорьях на высоте 1000—1800 м над ур. м.

4. C. biloba (Schiman-Czeika) Ikonn. comb. nov. — *Acanthophyllum bilobum* Schiman-Czeika, 1988, in Rech. f., Fl. Iran. 163 : 328.

Тип: Афганистан, «Bamian: Kuh-e-Baba cw Bamin, Dara Bod Chur prope Qala Nau, 4000 m, 16 VII 1969. Brecle, N 2615» (Herb. Brecle).

Эндемик северного Афганистана, встречается в высокогорьях на высоте 4000—4300 м над ур. м.

Благодарности

Автор благодарен за помощь в оформлении рукописи Н. Н. Арнаутову и А. Н. Сенникову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Rechinger K. H. Gypsophila // Flora Iranica. Graz, 1988. N 163. P. 206—246.

Schiman-Czeika H. Acanthophyllum / Ed. by K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1988. N 163. P. 253—329.

SUMMARY

Grounds are presented of distinguishing two new genera of the family *Caryophyllaceae*: ***Kabulianthe*** (Rech. f.) Ikonn. and *Czeikia* Ikonn.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.32)

© В. А. Агафонов

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ (*POACEAE*) В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА ДОНА

V. A. AGAFONOV. NEW DATA ON DISTRIBUTION OF SOME GRASS SPECIES (*POACEAE*) IN THE FOREST-STEPPE PART OF THE DON RIVER BASIN

Воронежский государственный университет, биолого-почвенный факультет,
кафедра биологии и экологии растений
394006 Воронеж, Университетская пл., 1
Факс (073) 2-789-755
E-mail: Agaphonov@mail.ru
Поступила 20.02.2003

Приводятся новые сведения о распространении 10 видов злаков (*Poaceae*) на территории Воронежской, Липецкой и Белгородской областей Центрального Черноземья, один из которых — *Hordeum leporinum*, отмечен в лесостепной части бассейна Дона впервые; для борового псаммофита *Festuca arietina* описана новая разновидность.
Ключевые слова: новые виды, адвентивные виды, Центральное Черноземье.

Исследования, проведенные нами в 2001—2002 гг. в бассейне р. Дон (Липецкая, Воронежская, Белгородская области), и изучение фондов Гербария Воронежского государственного университета, позволили выявить ряд новых для региона, преимущественно адвентивных, злаков, получить документальное подтверждение присутствия на исследуемой территории ранее известных по литературе видов. Гербарные образцы указанных ниже видов хранятся в Гербарии Воронежского государственного университета (VOR) и Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Alopecurus myosuroides Huds. — Впервые отмечается на территории Воронежской обл.: Богучарский р-н, окр. с. Криницы, луговина у дороги, 11 VII 2002, Ю. Семенов, В. Агафонов (VOR, LE). В работе Н. С. Камышева (1978) есть указания на присутствие вида на северо-востоке Тамбовской и в Орловской областях. В настоящее время эти данные не подтверждены новыми находками.

Anisantha sterilis (L.) Nevski. — Южный европейско-западноазиатский вид, впервые отмечается для Воронежской обл.: Новоусманский р-н, окр. с. Рогачевка, обочина автотрассы, на газоне около кафе, 9 VI 2002, В. Агафонов (VOR, LE); Бобровский р-н, окр. с. Средний Икорец, на замусоренном месте у автотрассы, 9 VI 2002, В. Агафонов (VOR). В Центральном Черноземье известен только с территории Липецкой обл. (Флора..., 1996). В работах Н. С. Камышева и К. Ф. Хмелева (1976), Н. С. Камышева (1978) и последних обобщающих сводках по флоре областей Центрального Черноземья (Прудников, Полуянов, 1996; Еленевский, Радыгина, 1997), а также для соседней Саратовской обл. вид не приводится (Еленевский и др., 2001).

Есть указания на произрастание этого растения значительно южнее — на территории Нижнего Дона, где он изредка встречается в юго-восточных и южных районах (Флора Нижнего Дона, 1985). Заносится значительно севернее: в Московскую обл. (Ворошилов и др., 1986), Прибалтику (Цвелёв, 1976), в окрестности С.-Петербурга и Пскова (Цвелёв, 2000).

Bothriochloa ischaemum (L.) Keng. — До настоящего времени литературные сведения о нахождении этого вида в Белгородской обл. (Камышев, 1978) не были подтверждены документально. В Гербарии (VOR) нами обнаружен экземпляр, подтверждающий данное указание: Белгородская обл., Ровеньский р-н, урочище Зеленая Роща, западный склон осоковой степи над опушкой нагорной дубравы. 28 VII 1957, С. В. Голицын. Южный ксерофильно-петрофильный вид, естественный ареал которого лежит в зоне сухих типчаково-ковыльных, разнотравно-типчаково-ковыльных степей, где он встречается в петрофитных степях, на каменистых склонах, на полянах в широколиственных лесах Кавказа и Крыма, нередко доминирует в сильно нарушенных сообществах, произрастает на меловых обнажениях по Северному Донцу (Цвелёв, 1976; Растительность..., 1980). Учитывая, что приводимое растение не только хорошо переносит выпас, но и способно к активному расселению, несмотря на его термофильность, вполне вероятны новые находки этого вида в лесостепной части бассейна Дона — в южных и юго-восточных районах Воронежской и Белгородской областей.

Bromus commutatus Schrad. — Новый адвентивный злак для флоры Воронежской обл.: Воронежская обл., Лискинский р-н, окр. хутора Дивногорье, обочина дороги, 11 VII 2002, В. Агафонов (VOR, LE); Воронежская обл., Каширский р-н, автотрасса Воронеж—Ростов, газон около автозаправки, обильно, 23 VI 2002, В. Агафонов (VOR, LE). Ранее (Камышев, 1978) отмечался для Курской и Орловской областей, в настоящее время подтверждается присутствие вида только на юге Курской обл., (Прудников, Полуянов, 1996). В последние годы отмечен в Тамбовской обл. (Сухоруков, 2002). Недавно впервые зарегистрирован также в Смоленской и Волгоградской областях (Алексеев и др., 2002; Решетникова, 2002), встречается на железнодорожных путях в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях (Цвелёв, 2000).

Festuca pseudodalmatica Krajina (=*f. valesiaca* Gaudin subsp. *pseudodalmatica* (Krajina) Soó). — Впервые указывается для Липецкой и Белгородской областей: Белгородская обл., Краснинский р-н, окр. с. Готовье, степной склон с выходами мела, 11 VII 2002, В. Агафонов (VOR, LE); там же, окр. с. Свистовка, урочище Широкая Балка, на степном склоне, 10 VII 2002, он же (VOR); Липецкая обл., Данковский р-н, 2.5 км восточнее с. Бегильдино, верхняя часть склона степной балки, 19 VIII 2001, Н. Скользнев, Л. Скользнева, В. Агафонов (VOR).

Festuca arietina Klok. var. barbata Agafonov var. nov. — Lemmata tota superficie dense pilosa. — Нижние цветковые чешуи по всей поверхности густо волосистые. — Typus: «Prov. Voronezh, distr. Novousmanensis, pinetum in viciniis pag. Venevitinovo, 27 V 2002, V. Agafonov» (LE).

Особи этой разновидности спорадически встречаются на супесчаных почвах в Усманском бору вместе с типичной *F. arietina*, у которой нижние цветковые чешуи почти голые или более или менее опушены только в нижней части и по краям.

Hordeum leporinum Link. (=*H. murinum* L. subsp. *leporinum* (Link.) Arcang.). — Впервые приводится для Центрального Черноземья: Воронежская обл., Павлов-

ский р-н, с. Лосево, обочина автотрассы. 22 VI 2002, В. Агафонов (VOR, LE); там же, с. Заосередные Сады, обочина автотрассы, на песке, массово, 22 VI 2002, В. Агафонов (VOR, LE). Известны случаи заноса этого вида значительно севернее — в Заполярье (Цвелёв, 1976).

H. murinum L. — Южный европейско-западноазиатский вид, впервые указывается для Воронежской обл. Найден в 2 пунктах вдоль автомобильной трассы Воронеж—Ростов, удаленных друг от друга на 10 км: окр. с. Средний Икорец, обочина автотрассы, на песке, 9 VI 2002, В. Агафонов (VOR, LE); около автобусной остановки подсобного хозяйства санатория им. Цюрупы, 9 VI 2002, В. Агафонов (VOR, LE). Из областей Центрального Черноземья известен только по единственной находке в Липецкой обл. (Флора..., 1996). Как заносный отмечался также в Прибалтике (Шулц, 1977), Удмуртии (Пузырев, 1985), на Северо-Западе России (Гусев, 1973; Цвелёв, 2000).

Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. — До настоящего времени приводился для Центрального Черноземья только как заносный близ Тамбова (Цвелёв, 1976). Помимо гербарного материала из Тамбовской обл. (окр. Ковылки, песок у железной дороги, 7 VI 1932, С. В. Голицын), в Гербарии (VOR) нами найдены еще 2 гербарных образца с юго-востока Воронежской обл.: Богучарский р-н, окр. с. Криницы, большая плоская гора, 12 VI 1960, В. Матюшенко; Богучарский р-н, совхоз Первомайский, посев люцерны, 27 VII 1960, Гудков. Обычный в низовьях Дона, вид становится значительно более редким в районах, расположенных севернее Ростова-на-Дону и северо-западнее Калача-на-Дону (Флора..., 1985). Судя по датам процитированных этикеток, уже в 1960-е годы он стал занимать свойственные для него в пределах естественного ареала места обитания на юго-востоке Воронежской обл. Однако, по имеющимся у нас сведениям, этот трудноискоренимый в низовьях Дона сорняк широкого распространения на юге Воронежской обл. пока не получил.

Phalaris canariensis L. — Найден в 2 местообитаниях на территории Северного микрорайона г. Воронежа: ул. Бульвар Победы, на газоне с декоративными однолетниками, единично, 21 VI 2001, В. Агафонов (VOR); ул. Хользунова, на засоренном газоне у дома № 40-в среди *Echinochloa crusgalli*, *Setaria pumila*, *Panicum miliaceum* L., единично, 28 VII 2002, В. Агафонов (VOR). Н. С. Камышев (1978) указал этот вид только как культивируемый в областях Центрального Черноземья, не отметив случаев ухода из культуры, однако в Гербарии (VOR) хранятся гербарные образцы вида из окр. ст. Таловой, Таловского р-на Воронежской обл., собранные Р. Е. Левиной, Н. С. Камышевым в 1931 г. на обочинах дорог. У нас есть основания полагать, что канареечник в г. Воронеже попадает на газоны с семенами декоративных растений и с остатками корма экзотических домашних птиц.

Puccinellia bilykiana Klok. — Впервые указывается для Белгородской обл.: Белгородская обл., левый берег р. Тихая Сосна у с. Чесночное, меловой склон, 11 VII 2002, В. Агафонов (VOR). В данном местонахождении нами были собраны типичные экземпляры вида с выраженными утолщениями у основания стебля. Довольно обычный на засоленных почвах Центрального Черноземья вид (Цвелёв, 1988; Агафонов, 1992). По мнению Н. Н. Цвелёва (1976), этот вид является результатом плейстоценовой гибридизации *P. tenuissima* Litv. ex V. Krecz. с *P. fominii* Bilyk и отчасти *P. limosa* (Schur) Holmb. По нашим наблюдениям, нередко экземпляры *P. bilykiana* с территории региона почти совсем не имеют выраженного утолщения у основания стебля и не всегда хорошо отличимы от *P. tenuissima*. Следует отметить, что *P. bilyikiana* в Воронежской обл. часто отмечается в качестве фитоце-

нотического адвента по обочинам автодорог, как и еще один галофильный вид *Festuca regeliana* Pavl., спорадически встречающийся у автодорог и нередко как примесь к высеваемой на газонах в г. Воронеже *Festuca pratensis* Huds.

Благодарности

Автор благодарит Н. Н. Цвелёва за проверку гербарного материала, ценные советы и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов В. А. Растительный покров засоленных почв Окско-Донской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1992. 19 с.

Алексеев Ю. Е., Мавродиев Е. В., Новикова М. А., Сухоруков А. П. Дополнения к флоре юго-востока Европы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 58—59.

Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. Определитель растений Московской области. М., 1966. 386 с.

Гусев Ю. Д. Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей европейской части России // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 904—909.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Орловской области. Орел, 1997. 208 с.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, 1976. 182 с.

Прудников Н. А., Полуянов А. В. Сосудистые растения Курской области. Курск, 1996. 70 с.

Пузырев А. Н. О новых и редких адвентивных видах семейства *Poaceae* в Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 118—120.

Растительность европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л., 1980. 429 с.

Решетникова Н. М. Новые и редкие для Смоленской области сосудистые растения, отмеченные на северо-западе области в национальном парке Смоленское Поозерье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 43—45.

Сухоруков А. П. Новые виды флоры Тамбовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 55—56.

Флора Липецкой области / Под ред. К. И. Александрова, М. В. Казакова, В. С. Новикова и др. М., 1996. 376 с.

Флора Нижнего Дона / Под ред. Г. М. Зозулина, В. В. Федяевой. Изд-во Рост. ун-та. 1985. Ч. 2. 240 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Шулц А. А. Адвентивная флора г. Риги // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1513—1523.

SUMMARY

New information on the distribution of 10 grass species in Voronezh, Lipetsk and Belgorod regions (Black Soil Belt) is reported. One species — *Hordeum leporinum* — is found for the first time in the forest-steppe part of the Don basin. A new variety of *Festuca arietina* is described.

УДК 581.9(470.65) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© А. Л. Комжа

НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ ЦЕНТРАЛЬНОГО И ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

A. L. KOMZHA. NEW ADVENTIVE SPECIES OF THE CENTRAL AND EASTERN CAUCASUS

Северо-Осетинский государственный природный заповедник
363200 Алагир, ул. Ч. Басиевой, 1
Поступила 03.03.2003

Приведены сведения о 5 видах сосудистых растений, впервые отмеченных в качестве адвентивных для Северной Осетии. Один из них (*Hydrocotyle ramiflora*) указывается впервые для Северного Кавказа.

Ключевые слова: Кавказ, Северная Осетия, адвентивные виды.

В настоящей работе продолжена публикация результатов инвентаризации адвентивного компонента флоры Северной Осетии, в процессе которой выявлен ряд новых заносных видов. Рассмотрены некоторые особенности натурализации адвентиков и пути проникновения на данную территорию.

Для общегеографической характеристики дислокации местонахождений видов использована схема орографического районирования Большого Кавказа Е. Е. Милановского и В. Е. Хаина (1963), согласно которой граница между Центральным и Восточным Кавказом проходит через Крестовый перевал (Главный хр.) и долину р. Терек.

При проведении собственных сборов автора статьи его фамилия опущена, другие коллекторы указываются в тексте.

Bidens frondosa L. — Североамериканский вид, впервые отмеченный в Европе в 1834 г. (Игнатов, 1989), по другим данным — в 1777 г., в бассейне Одера (Протопопова, 1994). В европейской части СНГ известен с 1960 г. (окр. г. Бреста). В 1975 г. найден в г. Москве (Макаров, Игнатов, 1983). В последние десятилетия быстро распространяется по Европейской России, в центральных ее областях стал обычен (Определитель..., 1995).

Для Кавказа *B. frondosa* был впервые указан М. С. Игнатовым (1988) по сборам, сделанным в 1987 г. в окр. г. Гагра. По его мнению, вид был занесен туда не позднее конца 1970-х—начала 1980-х годов. Собран также в Аджарии (16 VIII 1989, А. П. Хохряков, МНА). Отмечен на Северном Кавказе и в Северо-Западном Закавказье в пределах Краснодарского края: В. Б. Куваевым близ г. Майкопа (14 IX 1991), между городами Майкоп и Белореченск (14 IX 1991), в окр. г. Геленджика (17 IX 1994), (все — LE), а также А. С. Зерновым (2000) в районах городов Новороссийска и Туапсе. Н. Н. Цвелёв и В. Д. Бочкин (1992) отмечают, что в Краснодарском крае, в частности в г. Краснодаре, вид вполне натурализовался.

Нами *B. frondosa* найден в г. Владикавказе, первоначально — в правобережной его части, на северной окраине ж.-д. ст. Владикавказ (первое указание вида для Восточного Кавказа): на путях и в придорожных рудеральных сообществах, около 680 м над ур. м., вег., 29 VI 1995; там же, 13 VII 1997 (цв.), 11 X 1997 (пл.). В данном местонахождении *B. frondosa* был довольно обычен, местами доминировал в рудеральных сообществах вдоль ж.-д. путей и, по-видимому, произрастал там не первый год. Впоследствии вид был отмечен уже на всей территории станции и в прилегающей к ней промышленной зоне.

В ходе проведенного в конце 1990-х годов обследования *B. frondosa* был выявлен в целом ряде пунктов правобережной части г. Владикавказа, преимущественно в северо-восточной его части, где этот вид уже сформировал на сорных местах компактные монодоминантные сообщества и стал более обычен, чем издавна известный в регионе *B. tripartita* L.

Позднее *B. frondosa* был найден и в левобережной части города, на его южной окраине: ул. Ушинского, единично в рудеральном сообществе, вег., 10 IX 2000, И. В. Бируля, А. Л. Комжа (первое указание вида для Центрального Кавказа).

В условиях г. Владикавказа (в предгорной зоне Северного Кавказа) *B. frondosa* имеет несколько более поздние сроки прохождения всех фенофаз, чем *B. tripartita*.

B. frondosa отмечен также на путях ж.-д. ст. Беслан, в 16 км севернее Владикавказа: редко, около 490 м над ур. м., вег., 13 VI 2000.

Приведенные данные свидетельствуют о довольно быстром расселении *B. frondosa* на Кавказе. Мы разделяем мнение Цвелёва и Бочкина (1992) о том, что ареал вида на Кавказе в действительности гораздо шире, чем дают представление о нем конкретные гербарные сборы. Отчасти это связано с тем, что *B. frondosa* нередко принимается коллекторами за обычный для региона *B. tripartita* и не гербаризируется.

Cymbalaria muralis Gaertn., Mey. et Scherb. — Во «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1967) этот заносный на Кавказе средиземноморский вид приведен лишь для Абхазии. Указание основано на образце, собранном В. В. Марковичем: «Абхазия. Сухум. Одичалое на стене оранжереи в Ботаническом саду. V 1917, В. Маркович» (LE). В связи с этим представляется уместным указать на более раннюю находку *C. muralis* в этом регионе: «Между Афонкой (Ахони) и Вельяминовским перевалом. 25 IV 1907, Н. А. Буш» (LE).

В XX в. вид расселился как сорняк во многие районы Кавказа. Однако, поскольку далеко не все известные находки опубликованы, составить представление о его распространении на этой территории довольно сложно.

Нами *C. muralis* отмечен в г. Владикавказе: южная окраина города, левобережье р. Терек, республиканская станция юных натуралистов, 725 м над ур. м., цв., созревание пл., 29 VIII 1994, И. В. Бируля, А. Л. Комжа (первое указание вида для Центрального Кавказа); правобережье р. Терек, Центральный парк, около 680 м над ур. м., вег., 1 I 1994, они же (первое указание вида для Восточного Кавказа); там же, цв., 25 IV 1998, они же; восточная окраина города, тепличное хозяйство «Цветы Осетии», около 690 м над ур. м., цв., пл., 5 X 1994.

В перечисленных местонахождениях вид довольно обычен, встречается как сорное растение в тепличных хозяйствах. Внутри теплиц, в том числе неотапливаемых, существует преимущественно как почвопокровное, а на наружных частях их стен (вне закрытого грунта) — как ампельное, укореняясь в расщелинах кирпичных кладок. В годы с более теплыми зимами вегетирует круглогодично, цветет с апреля по ноябрь.

Вне тепличных хозяйств *C. muralis* произрастает в основном в старых, дореволюционной застройки кварталах центральной части г. Владикавказа, встречается рассеянно на обветшавших частях строений (ампельное) или на стыках цокольных частей зданий с асфальтированными тротуарами (стелющееся). Единично отмечен в черте современной городской застройки: ул. Генерала И. А. Плиева, между зданием Центральной турбазы и ЦУМом, в трещинах бетонной облицовки лестницы, около 700 м над ур. м., цв., 6, 30 V 1995.

Время заноса *C. muralis* в г. Владикавказ достоверно не установлено. По свидетельствам старожилов, в 1950-е годы вид уже был обычен как сорное растение в тепличном хозяйстве Центрального городского парка (устное сообщение Л. Б. Шеманской). Вполне возможно, что он появился там гораздо раньше, поскольку в город с дореволюционных времен активно поставлялся посадочный материал для открытого и закрытого грунта из различных регионов России, а также ряда Западноевропейских стран. По-видимому, первоначально вид был занесен в Центральный парк (возможно, и в некоторые другие старинные очаги интродукции, впоследствии утраченные), откуда распространился по городу.

В северокавказском регионе *C. muralis* известен также на Западном Кавказе, где отмечено его внедрение в естественный растительный покров: Краснодарский край, Адыгейская АО, Майкопский р-н, правый берег р. Белая южнее пос. Никель, лиственный лес, 14 IX 1998, Н. В. Костылева (МНА).

Hydrocotyle ramiflora Maxim. — Родиной этого вида является Юго-Восточная Азия (Гроссгейм, 1949), по другим данным — Япония (Бобров, 1950). В кавказском регионе вид приводится лишь для Западного Закавказья (Абхазии, Аджарии и некоторых районов Западной Грузии): на болотах, сорное на чайных плантациях (Гроссгейм, 1949, 1967 и др.; Манденова, 1984; Колаковский, 1985 и др.).

H. ramiflora найден нами в г. Алагире и его окрестностях, 620—650 м над ур. м. (первое указание вида для Северного Кавказа): центральная часть города, сорное на клумбе и стройплощадке перед зданием городской администрации, цв., 5 IX 1994; южная окраина города, центральная усадьба Северо-Осетинского заповедника, изредка в разрушенной теплице под пологом рудеральной растительности, 22 V 2000 (вег.), 19 и 26 VI 2000 (цв.); поблизости от предыдущего места, на выгоне, разнотравно-злаковый луг, цв., 11 IX 2000; левобережье р. Ардон, на выгоне по опушкам ольшаника, цв., 30 X 2000; правобережье р. Ардон напротив г. Алагир, выгон севернее с. Бирагзанг, разнотравно-злаковый луг, цв., 25 VI 2000. Наиболее обилен *H. ramiflora* на выгонах, где встречается рассеянно, изредка формирует густые куртины площадью до 2—3 м^2.

Время появления *H. ramiflora* в г. Алагир и его окрестностях достоверно не установлено. Однако, поскольку вид отмечен там в целом ряде пунктов и уже стал неотъемлемым компонентом антропогенно трансформированных растительных сообществ, можно предположить, что он произрастает здесь уже довольно длительное время. Несомненно, занос *H. ramiflora* произошел гораздо ранее, чем его присутствие было выявлено первой находкой, — предположительно в 1980-е годы. Основной причиной того, что этот вид не был своевременно зарегистрирован как заносное растение, являются его биоморфологические и эколого-ценотические особенности: даже в невысоком травостое это мелкое ползучее растение с невзрачными цветками занимает нижний (напочвенный) ярус.

Что касается источника и времени заноса *H. ramiflora* на центральную усадьбу Северо-Осетинского заповедника, то они достоверно известны. В 1996—1998 гг., когда в расположенной там теплице культивировались декоративные травянистые растения (преимущественно *Dianthus caryophyllus* L.), рассада и часть перегноя поставлялись из г. Сухуми (Абхазия) через территорию Западного Кавказа. Очевидно, более ранние заносы вида в район г. Алагир также произошли из Западного Закавказья посредством различного рода транзитных перевозок. При этом до грузино-абхазского вооруженного конфликта 1992—1993 гг. *H. ramiflora* мог проникнуть из Западного Закавказья на территорию Алагирского р-на Северной Осетии и иным

путем — через Центральное Закавказье и далее на север по Транскавказской автомагистрали.

Peplis portula L. — Отмечен на предгорной равнине в Северной Осетии: 2.5 км к западу от г. Алагир, неглубокий пресноводный водоем, единично, около 600 м над ур. м., 29 VII 1990, Б. В. Арбузов, М. В. Арбузова (первое указание вида для Большого Кавказа). Позднее не регистрировался. Ближайшие известные местонахождения вида — в Предкавказье; распространен в Европе, Средиземноморье, Западной Сибири и Северной Америке, заносное в других внетропических регионах (Цвелёв, 1996).

Reynoutria sachalinensis (F. Schmidt) Nakai (=*Polygonum sachalinense* F. Schmidt). — Работы по интродукции этого восточноазиатского вида в Северную Осетию проводили в 1970—1980-е годы специалисты Горского сельскохозяйственного института (ГСХИ, с 1992 г. — Горский государственный аграрный университет, ГГАУ). Он был интродуцирован в Ботанический сад ГСХИ (восточная окраина г. Владикавказа) из Ставропольского ботанического сада в 1971 г. Р. И. Васильевой (устное сообщение), а в середине 1970-х годов, повторно, — И. А. Берзаком. Вид культивировался на небольшом участке, где с 1980 г. в течение нескольких лет изучались его биология и кормовые достоинства (Берзак, 1988).

Более масштабной и результативной оказалась попытка интродукции вида с Дальнего Востока с целью введения его в кормопроизводство в качестве нетрадиционной кормовой культуры, предпринятая Б. Г. Цугкиевым. Осенью 1986 г. и весной 1987 г. на поле учебно-опытного хозяйства ГСХИ, в 0.3 км восточнее Ботанического сада, была заложена плантация *R. sachalinensis* площадью 0.25 га, впоследствии расширенная до 6 га (пл., 26 IX 1987, И. В. Бируля, А. Л. Комжа). Посадочный материал (семена и корневища) был собран экспедициями ГСХИ в природных популяциях вида на о-ве Сахалин в 1985—1986 гг. (Цугкиев, Комжа, 1999). С 1992 г. *R. sachalinensis* выращивается также в коллекционном питомнике НИИ биотехнологии ГГАУ, вблизи Ботанического сада.

В первые годы культивирования *R. sachalinensis* самосева вне агроценозов не наблюдалось. С начала 1990-х годов отмечаются случаи «бегства» из культуры. Вид поселяется в окрестностях плантаций как сорное растение не только в биотопах с развитым почвенным покровом (на нарушенных участках неухоженных травяных газонов), но и в «петрофитных» местообитаниях — между плитами облицовки цоколей зданий, а также в трещинах между ними и асфальтовым покрытием прилегающей территории (первое указание вида в качестве «беглеца из культуры» для Восточного Кавказа): восточная окраина г. Владикавказа, Карцинское шоссе, двор ветеринарного факультета ГГАУ, пл., 12 X 1994; там же, вег. (двухлетние экземпляры), 2 X 1996, 25 VI 1998; пустырь у обочины шоссе, вег., 30 IX 1997.

Отдельные растения *R. sachalinensis* появляются и на более значительном удалении от мест его культивирования. Так, наблюдается распространение вида в левобережную часть г. Владикавказа (первое указание вида в качестве «беглеца из культуры» для Центрального Кавказа): южная окраина города, в трещине между асфальтовым покрытием тротуара и цоколем Дворца культуры ОЗАТЭ, единично, 710 м над ур. м., вег. (трехлетний экземпляр), 17 IX 1997.

R. sachalinensis прочно удерживает освоенные им биотопы и является трудноискоренимым сорняком (Ботанический сад ГГАУ, сорное на опытном поле, 5 X 1994). В отличие от *R. japonica* Houtt., он встречается в регионе в одичавшем состоянии пока еще нечасто и на ограниченной территории.

Перечисленные образцы видов хранятся в Гербарии Северо-Осетинского заповедника, дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Автор благодарит Э. Ф. Башкину и И. В. Бируля за помощь в сборе и подготовке материалов для настоящей публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берзак И. А. Гречиха сахалинская в условиях ботанического сада ГСХИ (краткое сообщение) // Вопросы систематики и интродукции цветковых растений. Орджоникидзе, 1988. С. 81—82.

Бобров Е. Г. Подсемейство *Hydrocotyloideae* Drude // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 57—60.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2-е. Л., 1967. Т. 7. 894 с.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

Игнатов М. С. Дополнение к адвентивной флоре Абхазии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 3. С. 113—115.

Игнатов М. С. Об особенностях расселения адвентивных растений // Матер. совещ. «Проблемы изучения адвентивной флоры СССР». М., 1989. С. 15—17.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Изд. 2-е. Тбилиси, 1985. Т. 3. 292 с.

Макаров В. В., Игнатов М. С. К адвентивной флоре Москвы // Бюл. Гл. бот. сада. 1983. Вып. 127. С. 38—42.

Манденова И. П. Семейство *Umbelliferae* // Флора Грузии. Изд. 2-е. Тбилиси, 1984. Т. 9. С. 128—326.

Милановский Е. Е., Хаин В. Е. Геологическое строение Кавказа. М., 1963. 357 с. (Очерки региональной геологии СССР. Вып. 8).

Определитель сосудистых растений центра Европейской России / И. А. Губанов, К. В. Киселев, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. Изд. 2-е. М., 1995. 560 с.

Протопопова В. В. Триба *Heliantheae* Cass. (incl. *Ambrosieae*, *Tageteae*) // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 25—52.

Цвелёв Н. Н. Семейство *Lythraceae* St.-Hil. — Дербенниковые // Фл. Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 290—297.

Цвелёв Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.

Цугкиев Б. Г., Комжа А. Л. Итоги интродукции горца сахалинского в Северную Осетию (Центральный Кавказ) // Матер. 2-й Междунар. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 1999. С. 317—318.

SUMMARY

The information is given on 5 adventive species of vascular plants newly recorded for various regions of the Northern Caucasus.

УДК 581.9(571) Бот. журн., 2004 г., т. 89, №

© М. М. Силантьева, П. А. Косачев

НАХОДКИ В СИБИРИ *VERBASCUM PHLOMOIDES* (*SCROPHULARIACEAE*)

M. M. SILANTIEVA, P. A. KOSATCHEV. RECORDS OF *VERBASCUM PHLOMOIDES* (*SCROPHULARIACEAE*) IN SIBERIA

Алтайский государственный университет
656049 Барнаул, ул. Ленина, 61.
Факс (3852)27-09-28
E-mail: msilan@mail.ru
Поступила 24.03.2003
Окончательный вариант получен 28.05.2003

Впервые сообщается о находках *Verbascum phlomoides* L. на территории Сибири (Алтайский край, Республика Алтай).
Ключевые слова: флористическая находка, *Verbascum*, Сибирь.

В ходе экспедиционных работ 2001—2002 гг. и при обработке гербария, хранящегося в фондах Гербария Алтайского государственного университета (SSBG), был обнаружен новый для Сибири вид *Verbascum phlomoides* L. (коровяк лекарственный или зопниковидный).

Основная часть ареала *V. phlomoides* охватывает территорию Украины, Молдавии, Кавказа, Средиземноморья, Центральной Европы, Малой Азии и Ирана. Отдельные местонахождения коровяка лекарственного имеются в центральной части России, где он, как правило, приурочен к сосновым лесам, холмам и склонам. На Кавказе этот вид встречается от низменных участков до среднего горного пояса. Растет на травянистых склонах, по опушкам, в кустарниках, долинах рек и ручьев, на галечниках, а также как сорное растение — на полях и залежах (Варгина и др., 1980). Самый восточный пункт ареала вида приводился во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1939) — окрестности Талицкого завода Пермской губернии — по сборам Шелля. Во «Флоре СССР» (1955), где род коровяк был обработан Б. А. Федченко, в качестве крайнего восточного местонахождения указан Тагильский завод (Обский флористический район Западной Сибири). Речь, по-видимому, идет об одном и том же местонахождении на восточном макросклоне Урала.

Н. Л. Семиотрочева (1965) указывает *V. phlomoides* для «Флоры Казахстана», основываясь на сборах этого вида М. Г. Поповым в парке г. Алма-Ата. В обзоре рода *Verbascum* L. для Средней Азии и Казахстана А. Л. Буданцев и Л. В. Кузьмина (1986) цитируют эту же точку, но не включают вид во флору Средней Азии и Казахстана, мотивируя тем, что вид является заносным. З. Н. Филимонова (1987) в «Определителе растений Средней Азии» приводит коровяк лекарственный для Тянь-Шаня (хр. Заилийский Алатау). В обработке рода *Verbascum* L. во «Флоре Сибири» (Положий, 1996) этот вид не указан.

Нами *V. phlomoides* обнаружен в Алтайском крае: 1) Бийский р-н, в долине р. Бии, 15 VII 1986, Т. Новикова; 2) Советский р-н, окр. с. Урожайное, на суходольном стравленном лугу, на залежах, 10 VII 2001, М. Силантьева, А. Миронова, А. Шорина, М. Босых; 3) Зональный р-н, 325—329 км трассы Новосибирск—Ташанта, обочина дороги, 21 VI 2002, М. Силантьева; 4) г. Бийск, район нефтебазы, пустырь, 21 VII 2002, она же; 5) Смоленский р-н, на границе с г. Бийск, галечниковая отсыпка дорог, 21 VII 2002, она же; 6) Красногорский р-н, Чуйский тракт у с. Березовка, обочина дороги, 21 VII 2002, она же.

В Республике Алтай коровяк лекарственный найден: 1) Чемальский р-н, окр. с. Усть-Сема, обочина дороги, 51° 38′ с. ш., 85° 44′ в. д., 20 IX 1999, А. Шмаков, П. Голяков, С. Смирнов; 2) Чемальский р-н, с. Усть-Сема, 21 VII 2002, М. Силантьева; 3) Майминский р-н, с. Усть-Муны, Чуйский тракт, обочина дороги, 21 VII 2002, она же. Из этикеточных данных видно, что в пределах Алтайского края и Республики Алтай вид распространяется в основном по нарушенным местообитаниям: по обочинам дорог и залежам.

При обработке гербария, хранящегося в Томском государственном университете (ТК), коровяк лекарственный был также обнаружен в прилегающих к Алтайскому краю районах Казахстана: 1) Восточно-Казахстанская обл., за поселком Промбаза геологической экспедиции (между горами и пос. Аблакетка); 2) там же, окр. г. Усть-Каменогорска (восточная окраина города), берег р. Иртыш.

Внешне, а также по характеру опушения, *V. phlomoides* похож на широко распространенный *V. thapsus* L., и возможно, поэтому многими коллекторами пропускался при гербаризации. Основные отличия между этими видами сходятся к следующему: для *V. phlomoides* характерны короткочерешковые или сидячие, при основании почти сердцевидные стеблевые листья, большей частью с каждой стороны с ушком, цветоножки, не прирастающие к оси соцветия, венчик 35—55 мм в диам., без прозрачных точек; для *V. thapsus* — сильно низбегающие стеблевые листья, при основании клиновидные, без ушек, цветоножки приросшие к общей оси соцветия, венчик 12—20 мм в диам., с более или менее ясно выраженными прозрачными точками.

Расширение ареала вида связано с тем обстоятельством, что он является ценным лекарственным растением (Дикорастущие..., 2001) и активно расселяется человеком. В Алтайском крае и Республике Алтай *V. phlomoides* распространяется в основном вдоль трассы Новосибирск—Ташанта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л., *Кузьмина Л. В.* Обзор видов рода *Verbascum* L. Средней Азии и Казахстана // Раст. ресурсы. 1986. Вып. 2. С. 158—171.

Варгина Н. Е., *Серых Г. И.*, *Шретер А. И.* Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1980. С. 87.

Дикорастущие полезные растения России / Под ред. А. Л. Буданцева, Е. Е. Лесиовской. СПб., 2001. С. 531—533.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1939. Т. 10. С. 2412.

Положий А. В. Род *Verbascum* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 14—16.

Семиотрочева Н. Л. Род *Verbascum* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1965. Т. 8. С. 27—31.

Федченко Р. А. Род *Verbascum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 122—170.

Филимонова З. Н. Род *Verbascum* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 190—196.

SUMMARY

Records of *Verbascum phlomoides* L. in Siberia (Altai Territory and Altai Republic) are reported for the first time.

УДК 581.9(235.46) : 502.72 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

 С. Г. Кудрин

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ХИНГАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

S. G. KUDRIN. NEW SPECIES OF VASCULAR PLANTS TO THE FLORA OF THE KHINGAN NATURE RESERVE

Хинганский государственный природный заповедник
676740 Амурская обл., пос. Архара, пер. Дорожный, 6
Факс (4164)8-21-2-03
E-mail: hingan@amur.ru
Поступила 03.03.2003
Окончательный вариант получен 19.06.2003

Сообщается о 37 видах сосудистых растений, новых для флоры Хинганского заповедника (20 видов) и его охранной зоны (17 видов). 5 видов впервые собраны на территории Нижне-Зейского флористического района.
Ключевые слова: флора, сосудистые растения, Хинганский заповедник.

Хинганский государственный природный заповедник (ХГПЗ) расположен на крайнем юго-востоке Амурской обл. Дальнего Востока России. Его территория состоит из двух участков и занимает часть Хингано-Архаринской низменности и край отрогов Малого Хингана в системе Буреинского хр.

Благодаря специфике климата и длительному постоянству условий среды исследуемая территория является примером уникального разнообразия видов растений, многие из которых занесены в «Красные книги» (1984; 1988) и являются редкими исчезающими видами (Харкевич, Качура, 1981; Старченко и др., 1995).

Заповедник был организован в октябре 1963 г. на площади 58.9 тыс. га. В 1978 г. в междуречье рек Архары и Буреи заповедан участок площадью 20.5 тыс. га. В 1982 г. к Лебединскому лесничеству был присоединен участок охранной зоны, находящийся в нижнем течении рек Урила и Грязной, площадью 16.4 тыс. га. В настоящее время площадь заповедника составляет 97.8 тыс. га. Из них около 50 тыс. га занимают леса, 47 тыс. га — луга и болота, 400 га — различные водоемы, в основном старичного происхождения.

Территория заповедника разделена на три лесничества: Хинганское (горное), Лебединское (равнинное), Антоновское (равнинное). Почти по всему периметру границ созданы охранные зоны шириной от 1 (в Антоновском лесничестве) до 10 км (в Хинганском лесничестве) общей площадью 265 тыс. га. Подчинены заповеднику и территориально примыкают к нему орнитологический заказник «Ганукан» площадью 64 тыс. га и ботанический памятник природы «Лотос Комарова» — 126 га с охранной зоной в 3504 га. На территории заповедника в данный момент известно 967 видов растений. На юге Архаринского р-на Амурской обл., где расположены заповедник, заказник и памятник природы, произрастает 1070 видов.

В настоящей статье приводятся виды высших растений, которые еще не отмечались для территории заповедника и его охранной зоны в ранее опубликованных работах (Кудрин, 1991; Кудрин, Якубов, 1991; Кудрин, 1998) и в диссертации автора (Кудрин, 2000а, б).

Виды в списке расположены по системе Энглера, названия даны по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985, 1987, 1988, 1989, 1991, 1992, 1995, 1996, 2002) и выверены по работе С. К. Черепанова (1995).

Принятые сокращения: кв. — квартал, ХЛ — Хинганское лесничество, АЛ — Антоновское лесничество, ЛЛ — Лебединское лесничество, Кунд. ОЗ — Кундурская охранная зона.

Для сборов, сделанных автором статьи, коллектор не указывается.

ВИДЫ, ВПЕРВЫЕ ОТМЕЧЕННЫЕ ДЛЯ ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА

Elymus gmelinii (Ledeb.) Tzvel. АЛ, кв. 48, сухой луг на высоком берегу оз. Клешинского, 27 VII 1997.

Carex augustinowiczii Meinsh. ХЛ, кв. 18, хвойный лес по руслу ручья Сухого, 8 VII 1997.

Juncus virens Buchenau. АЛ, кв. 48, берег оз. Клешинского, 7 VII 1995, С. Кудрин, Т. Кузнецова. Описан в 1898 г. из окр. г. Благовещенска (Сосудистые растения..., 1985 : 77).

Hemerocallis koreana Nakai. АЛ, кв. 12, луг, 3 VI 1986; ХЛ, кв. 4, широколиственный лес, 17 VI 1986.

Corallorrhiza trifida Chatel. ХЛ, кв. 64, ольшаник на берегу р. Большая Карапча, 19 VI 1997, Т. Кузнецова.

Goodyera repens (L.) R. Br. ХЛ, кв. 19, хвойный лес в среднем течении р. Дыроватки, 29 VII 1997, Т. Кузнецова.

Platanthera freynii Kraenzl. АЛ, кв. 18, широколиственный лес, 5 VII 1998, С. Кудрин, Т. Кузнецова, Т. Ступникова. Вид впервые собран в Нижне-Зейском флористическом районе.

Corydalis raddeana Regel. ХЛ, кв. 4, смешанный лес у берега ручья, 19 VIII 1993.

Melilotus officinalis (L.) Pall. ХЛ, кв. 76, дубняк, 21 VIII 1990. Заносное.

Euphorbia waldsteinii (Soják) Czer. ХЛ, кв. 22, отвал строителей тоннеля, хвойно-широколиственный лес, 17 VI 1993, В. Капустина. Заносное.

Hypericum gebleri Ledeb. ХЛ, кв. 28, поляна в смешанном лесу, 12 VII 1995, С. Кудрин, Т. Кузнецова.

Viola dissecta Ledeb. АЛ, кв. 48, дубняк у оз. Клешинского, 15 V 1998. Ранее, 19 V 1992 и 3 VI 1992 собиралась в дубовом лесу у пос. Архара.

V. incisa Turcz. ХЛ, кв. 12, дубняк по склону сопки, 15 V 1998.

Oenothera depressa Greene. ХЛ, кв. 4, территория бывшей пасеки в хвойно-широколиственном лесу, 30 VIII 1994. Заносное. Ранее приводился для окр. заповедника как *O. strigosa* (Rydb.) Mackenz. et Bush (Кудрин, 1991). Впервые собран в Нижне-Зейском флористическом районе.

Osmorhiza aristata (Thunb.) Makino et Yabe. — *Uraspermum aristatum* (Thunb.) O. Kuntze. ХЛ, кв. 20, граница смешанного леса и осинника в верховьях р. Дыроватки, 8 VIII 1997, Т. Кузнецова, Т. Ступникова. В. Л. Комаровым (1950 : 133) отмечалась под названием *O. amurensis* F. Schmidt в 40 км восточнее территории заповедника, в долине р. Хинган у Хинганского зимовья, 19 VI 1885. Впервые собран в Нижне-Зейском флористическом районе.

Orthilia obtusata (Turcz.) Hara. ХЛ, кв. 54, посадки сосны обыкновенной в устье р. Малая Карапча, 7 VII 1998, Т. Ступникова.

Pyrola renifolia Maxim. ХЛ, кв. 19, пихтарник у р. Дыроватки, 23 VII 1998, Т. Ступникова.

Linnaea borealis L. ХЛ, кв. 19, березняк рододендроновый, среди мха, 26 VI 1997, Т. Кузнецова; ХЛ, кв. 19, каменистый склон в лиственничнике с рододендроном. 8 VII 1997, С. Кудрин; ХЛ, кв. 54, лиственничник рододендроновый по склону борта р. Малая Карапча, 9 VII 1998, Т. Ступникова.

Valeriana fauriei Briq. ХЛ, кв. 4, дубовый лес на водоразделе хр. Вершина Дыроватки, 17 VI 1986.

Campanula cephalotes Nakai. АЛ, кв. 48, осинник, 23 VII 1986.

ВИДЫ, ВПЕРВЫЕ ОТМЕЧЕННЫЕ ДЛЯ ОХРАННОЙ ЗОНЫ ЗАПОВЕДНИКА

Potamogeton pusillus L. Кунд. ОЗ, пойма р. Мутной в 4 км на юг от ст. Кундур, озеро, 29 VII 1995.

P. richardsonii (A. Benn.) Rydb. Кунд. ОЗ, пойма р. Мутной в 3 км на юг от ст. Кундур, искусственные озера, 29 VII 1995.

Elymus dahuricus Turcz. ex Griseb. Кунд. ОЗ, окр. ст. Казачий, сухой луг, 20 VII 1995.

Avena fatua L. Кунд. ОЗ, пойма р. Удурчукан в 14 км на юго-восток от ст. Кундур, галечный берег реки, 11 VII 1995. Заносное, сорное.

Agrostis gigantea Roth. Кунд. ОЗ в 12 км на юго-восток от ст. Кундур, галечник у р. Удурчукан, 11 VII 1995.

Carex nanella Ohwi. Кунд. ОЗ в 11 км на юго-восток от ст. Кундур, южный склон сопки, сухой луг, 1 VI 1994.

Fallopia dumetorum (L.) Holub. Кунд. ОЗ, пойма р. Мутной в 3 км на юго-восток от ст. Кундур, кустарниковые заросли, 12 IX 1995. Сорное.

Potentilla argentea L. Кунд. ОЗ в 12 км на юг от ст. Кундур, подошва сопок, насыпь полевой дороги, 11 VII 1995, С. Кудрин, Т. Кузнецова. Ранее приводилась для пос. Архара (Кудрин, 1991). Сорное.

P. impolita Wahlenb. Кунд. ОЗ, пойма р. Мутной в 4 км на юго-восток от ст. Кундур, сухой луг у дороги, 8 VIII 1995. Сорное.

Kummerowia stipulacea (Maxim.) Makino. Кунд. ОЗ, берег р. Удурчукан в 12 км на юго-восток от ст. Кундур, галечная почва, 11 VII 1995.

Vicia woroschilovii N. S. Pavlova. Кунд. ОЗ, пойма р. Мутной в 3 км на юго-восток от ст. Кундур, кустарниковые заросли, 8 VIII 1995.

Artemisia umbrosa (Bess.) Turcz. ex DC. Кунд. ОЗ, пойма р. Мутной в 3 км на юго-восток от ст. Кундур, сухой разнотравный луг, 12 IX 1995.

Bidens maximowicziana Oetting. Кунд. ОЗ, пойма р. Мутной в 3 км на юго-восток от ст. Кундур, берег озера, 12 IX 1995.

Xanthium albinum (Widd.) H. Scholz. Кунд. ОЗ, 4 км на юг от ст. Кундур, пастбище, по тропам, 12 IX 1995. Впервые собран в Нижне-Зейском флористическом районе. Заносное.

X. sibiricum Patrin ex Widd. Кунд. ОЗ в 4 км на юг от ст. Кундур, пастбище, по тропам, 12 IX 1995.

X. strumarium L. Кунд. ОЗ в 4 км на юг от ст. Кундур, пастбище, по тропам, 12 IX 1995. Образец хранится в Гербарии Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук (БПИ ДВО РАН, VLA). Впервые собран в Нижне-Зейском флористическом районе. Заносное.

Ligularia longipes Pojark. Кунд. ОЗ, пойма р. Удурчукан в 12 км на юго-восток от ст. Кундур, сырой луг, 22 VIII 1995.

Гербарные образцы перечисленных видов хранятся в гербариях Хинганского заповедника и Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения РАН (Владивосток, VLA). Дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) в г. Санкт-Петербурге.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность сотрудникам Лаборатории высших растений Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук В. Ю. Баркалову, В. В. Якубову, Н. С. Пробатовой, Н. С. Павловой, Т. А. Безделевой, А. Е. Кожевникову за помощь в определении растений, а также сотрудникам заповедника, особенно Т. А. Кузнецовой и преподавателю Благовещенского государственного педагогического университета (БГПУ) Т. В. Ступниковой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Избранные сочинения. М.; Л., 1950. Т. 3. Ч. 3. 640 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Кудрин С. Г. Адвентивная флора Хинганского государственного заповедника и его окрестностей // Бюл. Гл. бот. сада. 1991. Вып. 160. С. 23—27.

Кудрин С. Г. Сосудистые растения // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. С. 88—153.

Кудрин С. Г. Сосудистые растения Хинганского государственного заповедника. Дис. ... канд. биол. наук. Архара, 2000а. 219 с.

Кудрин С. Г. Сосудистые растения Хинганского государственного заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2000б. 24 с.

Кудрин С. Г., Якубов В. В. Сосудистые растения Хинганского заповедника. М., 1991. 66 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; СПб., 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Флора российского Дальнего Востока: Алфавитные указатели к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Под. ред. А. Е. Кожевникова, Н. С. Пробатовой. Владивосток, 2002. 180 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений Советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 200 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 900 с.

SUMMARY

37 species of vascular plants are for the first time recorded in the Khingan State Nature Reserve (20) and its protection zone (17). 5 species are collected in the Lower-Zeya floristic district for the first time.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/9(571.6)

© А. А. Красников,[1] Н. Н. Тупицына[2]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *HIERACIUM* И *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) ИЗ СИБИРИ

A. A. KRASNIKOV, N. N. TUPITSYNA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF *HIERACIUM* AND *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) FROM SIBERIA

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: tarax@mail.ru
[2] Красноярский государственный педагогический университет
660049 Красноярск, ул. Лебедевой, 89
Поступила 14.02.2003

Приведены хромосомные числа 8 видов рода *Hieracium* и 2 видов рода *Pilosella* (*Asteraceae*) из Сибири.
Ключевые слова: *Hieracium*, *Pilosella*, *Asteraceae*, числа хромосом, Сибирь.

Hieracium filifolium Juxip, **2n = 18.** Новосибирская обл., Искитимский р-н, окр. с. Завьялово, 1988, № 422, А. А. Красников (NS).

H. ganeschinii* Zahn, **2n = 27. Республика Алтай, Улаганский р-н, ГПЗ «Алтайский», южная оконечность Телецкого оз., долина р. Кыга, 2002, А. А. Красников. О. С. Жирова (NS).

H. korshinskyi Zahn, **2n = 27.** Республика Алтай, Улаганский р-н, ГПЗ «Алтайский», южная оконечность Телецкого оз., долина р. Кыга, 2002, А. А. Красников. О. С. Жирова (NS).

H. tunguskanum* Ganesch. et Zahn, **2n = 27. Красноярский край, заповедник «Столбы». Сосновый лес у избушки Нелидовка, 2001, Е. Б. Андреева, Н. Н. Тупицына (KRAS).

* *H. tuvinicum* Krasnob. et Schaulo, **2n = 36.** Красноярский край, заповедник «Столбы», окр. Третьего столба. Пихтово-сосновый чернично-зеленомошный лес, 2001, Е. Б. Андреева, Н. Н. Тупицына (KRAS).

H. veresczaginii* Schischk. et Serg., **2n = 27. Красноярский край, заповедник «Столбы», окр. Третьего столба. Пихтово-сосновый чернично-зеленомошный лес, 2001, Е. Б. Андреева, Н. Н. Тупицына. **2n = 36.** Алтайский край, Алтайский р-н, окр. с. Алтайское, водораздел рек Каменная—Поперечная. Лесной луг, 2001 г., А. Л. Эбель (KRAS).

H. umbellatum L., **2n = 18.** Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. пос. Горный. 1990 г., № 421, А. А. Красников; Республика Алтай, Улаганский р-н, ГПЗ «Алтайский», южная оконечность Телецкого оз., долина р. Кыга, 2002, А. А. Красников, О. С. Жирова (NS). Красноярский край, заповедник «Столбы». Сосновый лес у избушки Нелидовка, 2001, Е. Б. Андреева, Н. Н. Тупицына (KRAS).

H. virosum Pall., **2n = 27.** Алтайский край, Алтайский р-н, окр. с. Алтайское, суходольный луг, 2001, А. Л. Эбель (KRAS).

Pilosella aurantiaca* (L.) F. Schultz et Sch. Bip., **2n = 36. Окр. г. Новосибирска, Академгородок, Центральный сибирский ботанический сад, газоны, 2002, Ю. В. Овчинников, А. А. Красников, Н. Н. Тупицына (NS, KRAS).

P. novosibirskensis* Tupitzina, **2n = 45. Интродуцирован в Бонсай-парке Центрального сибирского ботанического сада из Кош-Агачского р-на, окр. с. Чеган-Узун Республики Алтай (NS, KRAS).

Гербарные образцы изученных видов хранятся в Гербарии Центрального сибирского сада СО РАН (NS) и в Гербарии Красноярского государственного педагогического университета (KRAS). Звездочкой отмечены виды, для которых числа хромосом определены впервые.

Благодарности

Авторы благодарят Ю. В. Овчинникова за предоставленные материалы по роду *Pilosella* из Бонсай-парка ЦСБС СО РАН и А. Л. Эбеля за гербарные образцы по роду *Hieracium*.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 8 species of *Hieracium* and 2 species of *Pilosella* from Siberia are given.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 061.3(47 + 57) : 58 «2003»

© Ю. В. Котлов

XI ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (НОВОСИБИРСК, БАРНАУЛ, 17—27 АВГУСТА 2003 г.)

Yu. V. KOTLOV. XI DELEGATE CONGRESS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY (NOVOSIBIRSK, BARNAUL, 17—27 AUGUST 2003)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 18.09.2003

17—27 августа 2003 г. в городах Новосибирске и Барнауле состоялся XI Делегатский съезд Русского ботанического общества (РБО). В работе съезда приняли участие 397 человек, из них 177 делегатов и 220 гостей съезда, представляющих 44 отделения РБО. На пленарных и секционных заседаниях съезда было заслушано более 120 научных докладов. Три тома материалов съезда включили в себя более 1600 научных статей ботаников России и других государств.

18 августа съезд открыл президент РБО Р. В. Камелин (рис. 1). Участников съезда приветствовали директор Центрального сибирского ботанического сада СО РАН В. П. Седельников, представители Президиума СО РАН и администрации г. Новосибирска, Украинского ботанического общества — президент К. М. Сытник и другие официальные лица. Р. В. Камелин зачитал приветствия, поступившие в адрес съезда, в том числе из Монголии. Состоялись выборы руководящих органов съезда.

В этот же день на первом пленарном заседании, посвященном ботаническим исследованиям в азиатской части России, были заслушаны доклады **В. П. Седельникова** (г. Новосибирск) «Итоги и перспективы развития ботаники в Сибири», **П. Г. Горового** (г. Владивосток) «Перспективы развития ботаники на Дальнем Востоке России», **И. Ю. Коропачинского** (г. Новосибирск) «Дендрология в России: задачи и перспективы развития», **Р. В. Камелина** (г. С.-Петербург) «Проект „Флора России". Концепция базового таксона и отображение эйдологической информации», **В. И. Василевича** (г. С.-Петербург) «Эколого-фитоценотическая и флористическая классификация растительности: сопоставление результатов», **А. С. Исаева** (г. Москва) «Крупномасштабные изменения лесного покрова Евразии и их влияние на биосферу».

На второй день работы съезда **19 августа** прошли секционные заседания. Работали следующие секции: Геоботаника, Интродукция растений, Ботаническое ресурсоведение, Культурные растения, Охрана растительного мира, Экологическая физиология и биохимия растений, Низшие растения, Сосудистые растения, Эмбриология, Анатомия и морфология растений. В рамках работы съезда также состоялись круглый стол по проблемам изучения биоразнообразия и заседание Совета ботанических садов России.

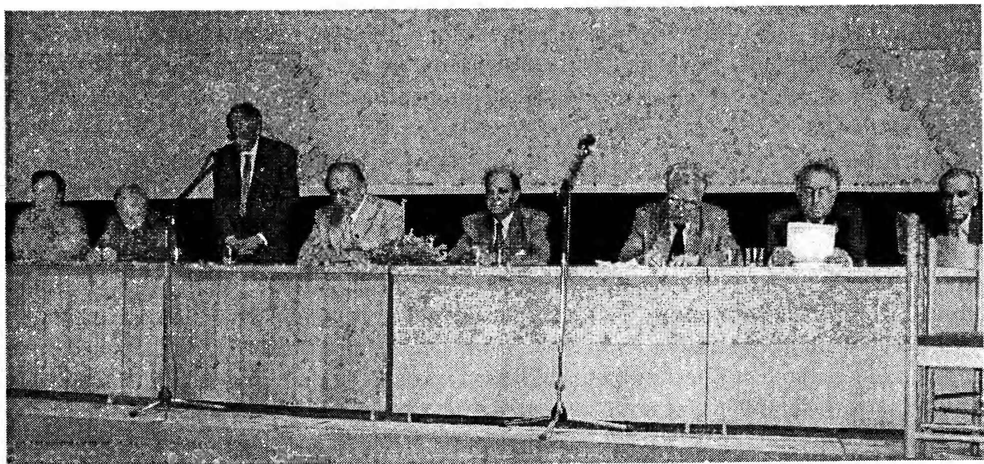


Рис. 1. Открытие XI Делегатского съезда Русского ботанического общества. Выступает Р. В. Камелин.
Фото В. И. Дорофеева.

Рис. 2. Работа во время съезда — подготовка докладов Д. Д. Соколовым (г. Москва, МГУ) и А. К. Сытиным (г. С.-Петербург, БИН).
Фото Н. К. Ковтонюк.

20 августа участники съезда переехали в г. Барнаул. В этот же день были организованы экскурсии в НИИ садоводства Сибири им. М. А. Лисовенко и в Барнаульский краеведческий музей, где была развернута экспозиция «Ботанические исследования Алтая XVIII—начала XX вв.» (рис. 3).

На четвертый день работы **21 августа** съезд приветствовали ректор Алтайского государственного университета **Ю. Ф. Кирюшин** и председатель краевого законодательного собрания А. Г. Назарчук. Затем были заслушаны доклады **Л. А. Кузнецова, Е. В. Барановой, М. П. Баранова, И. Н. Дроздовой** и **Г. М. Борисовской** (г. С.-Петербург) «Проблемы ботанического образования в России», **Т. А. Терехиной** и **М. М. Силантьевой** (г. Барнаул) «Ботаническое образование в Алтайском крае», **Ж. Ф. Пивоваровой** (г. Новосибирск) «Экологическое образование и просвещение в сибирском регионе», **Д. В. Гельтмана** (г. С.-Петербург) «Ботаническое общество и ботаники в формировании гражданского общества в России», **А. Г. Валуцкой** (г. Новосибирск) «Подготовка кадров высшей квалификации в ЦСБС СО РАН», **В. П. Викторова** и **А. И. Никишова** (г. Москва) «Ботаническое образование в школе», **Н. В. Батлук** и **А. Н. Половникова** (г. Барнаул) «Работа краевого экологического центра учащихся по ботаническому образованию», **В. И. Стукова** (г. Саратов) «О новой программе по ботанике для лесных специальностей», **П. А. Тимофеева** (г. Якутск) «Подготовка ботанических кадров в Якутском госуниверситете».

22 августа состоялось организационное заседание РБО. По предложению Р. В. Камелина участники съезда почтили минутой молчания память почетных и



Рис. 3. Экскурсию по экспозиции «Ботанические исследования Алтая XVIII—начала XX в.», специально подготовленную Краеведческим музеем (г. Барнаул), ведет для участников съезда доцент кафедры ботаники Алтайского государственного университета М. М. Силантьева.

Фото К. Г. Ткаченко

действительных членов РБО, ушедших из жизни за последние годы. Затем были заслушаны и обсуждены отчетные доклады ученого секретаря РБО **Ю. В. Котлова** о деятельности Русского ботанического общества в период между X и XI Делегатскими съездами (1998—2002 гг.) и председателя ревизионной комиссии РБО **Ю. Н. Нешатаева** о финансовой деятельности РБО. В прениях по отчетным докладам выступили **Р. В. Камелин, Т. Б. Батыгина, Л. А. Кузнецов** и др.

В тот же день на съезде тайным голосованием были избраны **почетные члены РБО: Зинаида Максимовна Азбукина** (г. Владивосток), **Леонид Владимирович Бардунов** (г. Иркутск), **Лев Юстианович Буданцев** (г. С.-Петербург), **Галина Андреевна Елина** (г. Петрозаводск), **Иван Моисеевич Красноборов** (г. Новосибирск), **Владимир Борисович Куваев** (г. Москва), **Евгений Леонидович Любарский** (г. Казань), **Станислав Александрович Мамаев** (г. Екатеринбург), **Юлия Петровна Нюкша** (г. С.-Петербург), **Николай Николаевич Цвелёв** (г. С.-Петербург).

После выдвижения кандидатов на пост президента РБО, а также в члены Совета и Ревизионной комиссии было проведено тайное голосование по предложенным кандидатурам.

С сообщениями о результатах работы секций выступили **Л. А. Кузнецов, В. И. Василевич, Ю. С. Смирнов, А. Н. Куприянов, А. А. Паутов, Т. Б. Батыгина, В. А. Черемушкина, А. Д. Потемкин, Т. Н. Смекалова, Л. Н. Андреев, Р. В. Камелин.**

Были подведены итоги съезда. Участники съезда приняли проект резолюции, одобрили деятельность Общества за отчетный период и определили направление дальнейших исследований в области ботаники в России (рис. 5).

Были подведены результаты тайного голосования по выборам руководящих органов РБО. Президентом Русского ботанического общества был избран **Р. В. Ка-**



Рис. 4. Пленарное заседание «Ботаническое образование в России» (г. Барнаул, 21 августа 2003 г.). Фото К. Г. Ткаченко.

Рис. 5. Завершение съезда. Фотография на память.

Фото К. Г. Ткаченко.

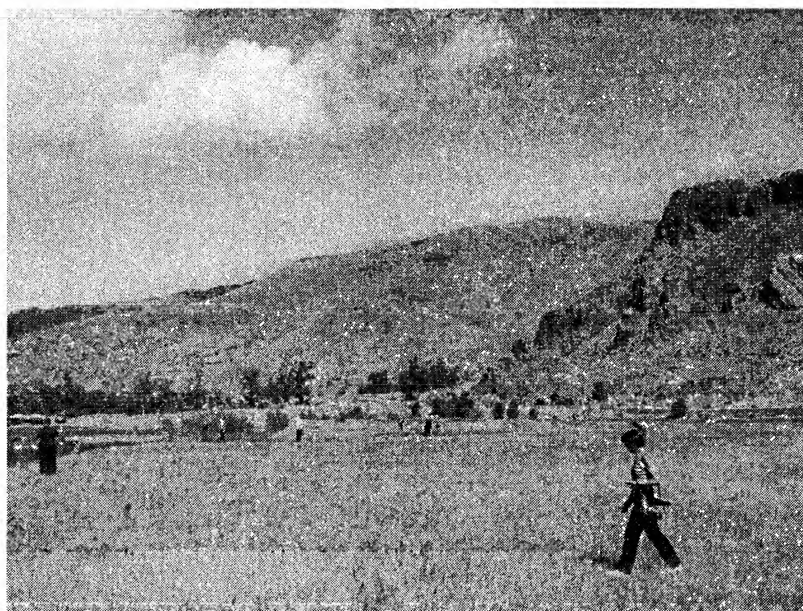


Рис. 6. На экскурсии по Чуйскому тракту.

Фото М. Н. Андреева

мелин. В состав Совета РБО вошли **Л. В. Аверьянов, О. М. Афонина, Н. М. Бакташева, М. П. Баранов, Т. Б. Батыгина, М. А. Березуцкий, А. Л. Буданцев, К. Л. Виноградова, Ю. В. Гамалей, Д. В. Гельтман, С. И. Генкал, Л. Е. Горбатенко, П. Г. Горовой, П. Л. Горчаковский, С. В. Дегтева, Т. В. Егорова, Г. А. Елина, М. С. Игнатов, В. С. Ипатов, И. В. Каратыгин, Г. Ю. Клинкова, А. Е. Коваленко, Н. А. Константинова, И. Ю. Коропачинский, Е. Л. Любарский, М. М. Магомедмирзаев, Л. И. Малышев, Ю. И. Манько, В. И. Матвеев, Е. А. Мирославов, А. А. Мулдашев, В. Ю. Нешатаев, В. С. Новиков, Ю. К. Новожилов, С. А. Овеснов, В. Н. Павлов, М. Г. Пименов, А. Д. Потемкин, А. С. Ревушкин, В. П. Седельников, Ю. С. Смирнов, А. А. Таран, А. К. Тимонин, П. А. Тимофеев, В. В. Туганаев, Н. Н. Цвелёв, С. Д. Шлотгауэр, А. И. Шмаков, С. Х. Шхагапсоев, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев, В. Т. Ярмишко.**

После окончания организованного заседания под председательством вновь избранного президента РБО Р. В. Камелина состоялось первое заседание нового Совета РБО, на котором открытым голосованием были избраны вице-президенты, ученый секретарь и Президиум Совета РБО. Вице-президентами были избраны **Л. Н. Андреев, В. И. Василевич** и **Н. С. Голубкова;** ученым секретарем — **Ю. В. Котлов.** В состав Президиума помимо президента, вице-президентов и ученого секретаря вошли **Л. В. Аверьянов, Т. Б. Батыгина, И. Ю. Коропачинский, В. С. Новиков, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев** и **В. Т. Ярмишко.**

После окончания заседаний **23—26 августа** делегаты и гости съезда приняли участие в ботанических экскурсиях в Центральный и Западный Алтай (рис. 6).

УДК 061.3(47 + 57) : 58 «2003» Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© Ю. В. Котлов

ОТЧЕТ О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В ПЕРИОД МЕЖДУ X И XI ДЕЛЕГАТСКИМИ СЪЕЗДАМИ (1998—2002 гг.)

Yu. V. KOTLOV. A REPORT ON THE ACTIVITY OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY FOR THE PERIOD BETWEEN X AND XI DELEGATE CONGRESSES (1998—2002)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 18.09.2003

Русское ботаническое общество (РБО) — одно из крупнейших и активно функционирующих добровольных научных обществ, объединяющее в своем составе почти 2000 ботаников России и зарубежных стран, специализирующихся в различных областях ботанической науки и образования.

31 декабря 1998 г. Русское ботаническое общество было зарегистрировано в Управлении юстиции С.-Петербурга в статусе Межрегиональной общественной организации. На момент регистрации в структуре РБО было утверждено 27 отделений: Башкирское, Борковское, Бурятское, Воронежское, Екатеринбургское, Калининградское, Карельское, Кировское, Коми, Краснодарское, Марийское, Мордовское, Московское, Мурманское, Нижегородское, Новосибирское, Оренбургское, Приморское, Ростовское, Санкт-Петербургское, Саратовское, Татарстанское, Том-

ТАБЛИЦА 1

Распределение членов РБО по их специализации в области ботаники

Специальность	Число членов РБО	Специальность	Число членов РБО
Геоботаника	353	Фитогеография	31
Флористика	225	Лесоведение	30
Систематика	198	Палеоботаника	24
Физиология	135	Биохимия	24
Экология	124	Селекция	22
Альгология	124	Палинология	20
Интродукция	90	Эмбриология	20
Морфология	89	Ботаника	17
Анатомия	74	Генетика	17
Микология	65	Цитология	16
Лихенология	59	Гидробиология	14
Ресурсоведение	53	Болотоведение	12
Дендрология	52	Агрономия	12
Бриология	41	Кариосистематика	10
Фитоценология	36		

ское, Тюменское, Хабаровское, Читинское и Якутское. После регистрации Общества было организовано или воссоздано еще 17 отделений: в 1999 г. — Брянское, Красноярское, Самарское, Северо-Осетинское, Ульяновское и Хакасское; в 2000 г. — Волгоградское, Кабардино-Балкарское, Камчатское, Курское и Пермское; в 2001 г. — Иркутское и Тувинское; в 2002 г. — Дагестанское и Новгородское; в 2003 г. — Калмыкское и Удмуртское отделения.

Таким образом, на сегодняшний момент в состав РБО входят 44 отделения (43 региональных и 1 местное), в которых состоят 1980 членов Общества, специализирующихся в различных областях ботанической науки (табл. 1), в том числе 967 кандидатов наук, 286 докторов наук и 16 членов-корреспондентов и академиков российской и иностранных академий наук.

Крупнейшими отделениями Общества являются Санкт-Петербургское, объединяющее в своем составе 404 члена РБО (табл. 1), Приморское (143), Московское (132), Новосибирское (128) и Екатеринбургское (82) отделения (табл. 2). Всего в 1998—2002 гг. ряды Общества пополнились 615 новыми членами, что в 4.5 раза больше, чем за предыдущее пятилетие.

За отчетный период в отделениях РБО прошло 338 заседаний, на которых обсуждался широкий спектр проблем современной ботаники (табл. 3). Наиболее активными были члены Борковского отделения (председатель — В. Г. Папченков), которые провели 35 заседаний; Новосибирского (председатель — В. М. Доронькин) и Приморского (председатель — Ю. И. Манько) отделений, которые провели по 31 заседанию.

В состав Санкт-Петербургского отделения РБО входят 22 секции и комиссии (в 1999 г. была организована новая секция кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений), которые за отчетный период организовали и провели 255 заседаний (табл. 4). Наиболее активно работали секция флоры и растительности (председатель — Б. А. Юрцев), которая провела 35 заседаний, секция экологической физиологии растений (председатель — О. А. Семихатова, 31 заседание) и альгологическая секция (председатель — К. Л. Виноградова, 24 заседания).

Еще одной формой работы секций и комиссий Санкт-Петербургского отделения РБО является организация научных семинаров, школ, «круглых столов», а так-

ТАБЛИЦА 2

Численность РБО по отделениям

Отделение	Число членов	Прием новых членов						
		1998	1999	2000	2001	2002	**Всего**	1993—1997
Башкирское	**45**	6	1		5		**12**	—
Борковское	**21**	3	3				**6**	5
Брянское	**24**		8	4		1	**13**	—
Бурятское	**37**	1		2		8	**11**	4
Волгоградское	**27**	6				1	**7**	—
Воронежское	**54**	2	5	4	2	2	**15**	10
Дагестанское	**2**							—
Екатеринбургское	**82**	5	2	4	7	3	**21**	2
Иркутское	**69**				22	6	**28**	—
Кабардино-Балкарское	**26**			11	5		**16**	—
Калининградское	**20**	4	1	1		2	**8**	3
Калмыкское	**8**							—
Камчатское	**18**			6		1	**7**	—
Карельское	**50**	1	2	3		8	**14**	11
Кировское	**23**	1				13	**14**	—
Коми	**45**	4		3			**7**	8
Краснодарское	**27**	9					**9**	—
Красноярское	**6**							—
Курское	**5**	1				1	**2**	3
Марийское	**19**							—
Мордовское	**18**		2	3	2		**7**	—
Московское	**132**	36	2	7	9	5	**59**	9
Мурманское	**32**	5					**5**	5
Нижегородское	**28**	10					**10**	—
Новгородское	**9**	2	1		4		**7**	—
Новосибирское	**128**	6	4	3	11	4	**28**	9
Оренбургское	**4**							—
Пермское	**30**			7			**7**	—
Приморское	**143**	12	4	5	6	13	**40**	11
Ростовское	**45**	6	1	7	2	1	**17**	—
Самарское	**45**				1		**1**	7
Санкт-Петербургское	**404**	62	6	11	16	38	**133**	24
Саратовское	**47**	5	4	1		4	**14**	6
Северо-Осетинское	**12**							—
Татарстанское	**32**	1	1	3	1	3	**9**	9
Томское	**68**	5		3		1	**9**	7
Тывинское	**10**				10		**10**	—
Тюменское	**25**	5	6				**11**	—
Удмуртское	**13**					5	**5**	—
Ульяновское	**16**			1			**1**	—
Хабаровское	**26**	2		5			**7**	—
Хакасское	**26**	14		3	2	3	**22**	—
Читинское	**31**	7				6	**13**	—
Якутское	**48**			10			**10**	4
Всего	**1980**	**221**	**53**	**107**	**105**	**129**	**615**	**137**

ТАБЛИЦА 3

Число заседаний, организованных отделениями РБО

Отделение	1998	1999	2000	2001	2002	**Всего**
Борковское	3	7	10	15	—	**35**
Бурятское	8	8	8	8	—	**24**
Воронежское	7	7	5	5	3	**27**
Екатеринбургское	2	2	2	—	4	**10**
Иркутское	—	—	—	4	7	**11**
Кабардино-Балкарское	—	—	—	5	5	**10**
Камчатское	—	—	—	4	4	**8**
Краснодарское	5	7	—	3	3	**18**
Московское	—	2	4	5	3	**14**
Нижегородское	4	—	—	4	—	**8**
Новосибирское	9	—	8	5	9	**31**
Приморское	7	8	5	4	7	**31**
Ростовское	5	5	—	—	—	**10**
Самарское	—	4	5	4	3	**16**
Саратовское	4	5	—	3	3	**15**
Татарстанское	3	3	3	3	3	**15**
Томское	6	4	3	—	4	**17**
Тюменское	5	3	2	2	—	**12**
Хабаровское	—	—	—	5	5	**10**
Хакасское	—	5	—	3	—	**8**
Всего	**68**	**70**	**55**	**82**	**63**	**338**

же юбилейных заседаний и заседаний, посвященных памяти выдающихся ученых. Так, в период 1998—2002 гг. секциями и комиссиями были организованы круглый стол «Структурно-функциональная характеристика листа ранневесенних эфемероидов» (секция анатомии и морфологии совместно с секцией экологической физиологии растений; 1999 г.), 2-я Школа-семинар по сравнительной флористике (секция флоры и растительности; Йошкар-Ола, 2000 г.), рабочее совещание «Сохранение биоразнообразия торфяников» (секция болотоведения; Центрально-лесной биосферный государственный заповедник, 2000 г.), Первая (Апатиты, 2000 г.), Вторая (Волгоград, 2001 г.) и Третья (Екатеринбург, 2002 г.) российские лихенологические Школы (лихенологическая секция), IX Школа по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений» (секция анатомии и морфологии, 2001 г.), круглый стол «Проблемы изучения ресурсов лекарственных растений Ленинградской области» (секция ботанического ресурсоведения и интродукции растений, 2002 г.), семинар «Теломеры хромосом растений и их значение для систематики» (секция кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений, 2002 г.).

Из юбилейных заседаний можно отметить ежегодные чтения, посвященные памяти академика С. П. Костычева, организуемые секцией экологической физиологии растений совместно с кафедрой физиологии и биохимии растений Санкт-Петербургского государственного университета и Санкт-Петербургским отделением Российского общества физиологов растений России, а также заседание, посвященное памяти А. Н. Бекетова, организованное РБО совместно с Санкт-Петербургским обществом естествоиспытателей и Санкт-Петербургским государственным университетом (2002 г.).

ТАБЛИЦА 4

Число заседаний, организованных секциями и комиссиями Санкт-Петербургского отделения РБО

Секция или комиссия	1998	1999	2000	2001	2002	**Всего**
Альгологическая секция	4	3	4	6	7	**24**
Бриологическая секция	1	1	—	—	3	**5**
Комиссия им. Л. А. Иванова по анатомии, физиологии и экологии древесных растений	—	2	—	—	—	**2**
Комиссия по дендроиндикации природных процессов	1	—	1	1	—	**3**
Комиссия по изучению макромицетов	—	1	—	—	—	**1**
Комиссия по охране растительности	—	2	—	—	2	**4**
Лихенологическая секция	1	3	6	6	2	**18**
Микологическая секция	—	2	1	1	3	**7**
Научно-педагогическая секция	—	—	—	—	1	**1**
Номенклатурная секция	—	—	1	—	—	**1**
Палинологическая секция	1	1	1	—	—	**3**
Секция анатомии и морфологии	1	1	—	2	3	**7**
Секция болотоведения	1	1	2	3	4	**11**
Секция ботанического ресурсоведения и интродукции растений	2	2	1	—	1	**6**
Секция кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений	—	—	1	2	5	**8**
Секция культурных растений	—	6	4	5	4	**19**
Секция лесоведения и дендрологии	—	2	—	—	3	**5**
Секция палеоботаники	2	3	2	—	1	**8**
Секция по классификации, картографированию и районированию растительности	—	4	1	4	5	**14**
Секция эмбриологии и репродуктивной биологии растений	1	1	1	1	—	**4**
Секция флоры и растительности	5	10	4	6	10	**35**
Секция экологической физиологии растений	3	6	6	8	8	**31**
Межсекционные заседания	4	12	2	8	10	**36**
Общее собрание	1	—	1	—	—	**2**
Всего	**28**	**63**	**39**	**53**	**72**	**255**

В 2000 г. состоялось общее собрание Санкт-Петербургского отделения РБО, на котором были заслушаны и обсуждены доклады Ю. Р. Роскова «Виртуальный гербарий: технология начала века» и А. А. Оскольского «Вооруженный глаз: проблема виртуальности в описательной биологии».

С 1999 г. Санкт-Петербургским отделением РБО проводится постоянно действующий конкурс грантов для поддержки научных мероприятий. Всего в 1998—2002 гг. при финансовой поддержке Общества было организовано и проведено 6 научных мероприятий. За отчетный период в рамках и под эгидой РБО был организован ряд международных и всероссийских научных и научно-практических конференций, совещаний и симпозиумов.

Санкт-Петербургское отделение провело 11 научных мероприятий: в 1999 г. прошло V Рабочее совещание по сравнительной флористике (Ижевск); в 2000 г. — VII Молодежная конференция ботаников, Международная конференция «Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность» и Международная конференция «Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии» к 100-летию со дня рождения академика Е. М. Лавренко;

в 2001 г. — Конференция «Наука о растительности: итоги и перспективы», посвященная 70-летию со дня образования кафедры геоботаники и экологии растений СПбГУ и IV Чтения памяти А. Н. Криштофовича «Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы»; в 2002 г. прошли II Международная конференция по анатомии и морфологии растений, Вторая всероссийская альгологическая конференция. Международное совещание «Проблемы бриологии на рубеже веков», посвященное 90-летию со дня рождения Романа Николаевича Шлякова и Ивана Ивановича Абрамова, и Международная конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул). **Борковское** отделение в 2000 г. провело V Всероссийское совещание «Гидроботаника 2000». **Бурятское** — Международную конференцию «Разнообразие растительного покрова Байкальского региона» (1999 г.). Члены **Воронежского** отделения активно участвовали в организации Международных экологических чтений памяти К. К. Сент-Илера (1998 г.) и Всероссийской научной конференции «Геоботаника XXI века», посвященной столетию со дня рождения Н. С. Камышева (1999 г.). Силами **Екатеринбургского** отделения были организованы Конференция молодых ученых-экологов Уральского региона (1998 г.), Всероссийская научная конференция «Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии» (1999 г.), Международная конференция «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (2001 г.), Молодежная конференция «Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии» (2001 г.), а также Международная конференция «Экологические проблемы горных территорий» (2002 г.). **Кабардино-Балкарское** отделение в 2001 г. провело Международную конференцию «Биологическое разнообразие Северного Кавказа». **Камчатское** отделение — III Научную конференцию «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (2002 г.). **Карельское** отделение организовало Международный симпозиум «Dynamics of Mire Ecosystems of Northern Eurasia in Holocene» (1998 г.). **Коми** отделение — Международную конференцию по экологической ботанике «Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты» (2002 г.). **Краснодарское** отделение — Научную конференцию «Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем южных регионов России» (1999 г.). **Курское** отделение организовало две межвузовские конференции — «Растительность и флора Курской области и ее охрана» (1998 г.) и «Экология растений лесостепи» (1999 г.), а также Региональную конференцию «Флора и растительность Центрального Черноземья» (2001 г.).

Из научных мероприятий, в организации которых активное участие принимало **Московское** отделение, следует отметить Международную конференцию по проблемам интродукции и отдаленной гибридизации растений, посвященную 100-летию со дня рождения академика Н. В. Цицина (1998 г.), и Международную научную конференцию по систематике высших растений, посвященную памяти В. Н. Тихомирова (2002 г.). Члены **Новосибирского** отделения принимали участие в организации Международного совещания «Физиолого-биохимические аспекты изучения лекарственных растений», посвященного памяти В. Г. Минаевой (1998 г.); Международной научно-практической конференции «Полувековая динамика растительного покрова Алтая в Евразийском биосферном комплексе», посвященной памяти А. В. Куминовой (1998 г.), и Международного совещания «Проблемы охраны растительного мира Сибири» (2001 г.). **Приморское** отделение провело Международную конференцию «Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке», посвященную 90-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Б. П. Колесникова (1999 г.), Международную конференцию «Классификация и динамика лесов Дальнего Востока» (2001 г.) и Региональную научную конференцию «Мониторинг

растительного покрова заповедных территорий Дальнего Востока» (2002 г.). Кроме того, в Приморском отделении ежегодно проходили традиционные Комаровские чтения. Члены **Самарского** отделения активно участвовали в организации Вторых (Жигулевских) чтений памяти И. И. Спрыгина (Тольятти, 1998 г.), Научно-практической конференции «Проблемы ведения региональных красных книг» (Самара, 1998 г.), Международной конференции «Проблемы бассейнов крупных рек-2» (Тольятти, 1998 г.) и II Конференции «Проблемы ведения Красной книги Самарской области» (Самара, 1999 г.). **Саратовским** отделением были организованы Молодежные вавиловские чтения-98 (1998 г.), II Всероссийский съезд по охране природы (1999 г.) и Всероссийская научная конференция «Флористические и геоботанические исследования в Европейской России», посвященная 100-летию со дня рождения проф. А. Д. Фурсаева (2000 г.). **Северо-Осетинское** отделение провело Первую (2000 г.) и Вторую (2002 г.) общереспубликанские биологические конференции. **Татарстанское** отделение — Научную конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения профессора М. В. Маркова (2000 г.), V Всероссийский семинар «Популяция, сообщество, эволюция» (2001 г.) и Республиканскую конференцию «Актуальные проблемы экологии Республики Татарстан» (2001 г.). **Томское** отделение принимало участие в организации и проведении Второй (1998 г.) и Третьей (2001 г.) Всероссийских экологических научных конференций «Чтения памяти Ю. А. Львова», а также Четвертой (1999 г.) и Пятой (2001) Международных конференций «Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов». С участием **Тюменского** отделения была организована Научно-практическая краеведческая конференция «Словцовские чтения» (2002 г.). **Хабаровское** отделение провело две Научно-практические конференции — «Перспективы развития и сохранения зеленых насаждений в г. Хабаровске» и «Заповедное дело в Приамурье» (Амурск). Члены **Хакасского** отделения в 2002 г. участвовали в организации Шестой Международной научной Школы-конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий». В 2001 г. в **Якутском** отделении прошли Научно-практическая конференция «Флора и растительность Якутии» и Республиканская научная конференция «Флора и растительность криолитозоны», в 2002 г. — Международная конференция «Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата» и Международная научно-практическая конференция, посвященная 100-летию экспедиции А. К. Каяндера (2002 г.).

Кроме того, члены отделения Общества активно занимались научно-просветительской и образовательной деятельностью, принимали участие в организации и проведении выставок, олимпиад, экологических летних лагерей для школьников, чтении научно-популярных лекций, активно участвовали в российских и международных конференциях, выступали по радио и телевидению с пропагандой ботанических знаний, публиковали научно-популярные статьи в периодических изданиях, выходили с различными инициативами во властные структуры, активно участвовали в природоохранных мероприятиях, подготовке и издании региональных «Красных книг».

Основным периодическим изданием Общества продолжает оставаться «Ботанический журнал», в котором публикуются результаты исследований в различных областях современной ботаники. Кроме того, за отчетный период под эгидой и с непосредственным участием РБО было основано 3 новых журнала. В 1999 г. — Сибирский ботанический журнал «Krylovia», издаваемый на базе Томского государственного университета, и «Turczaninowia» (Алтайский государственный университет, г. Барнаул). В 2000 г. был основан общероссийский геоботанический

журнал «Растительность России». К сожалению, в 1999 г. перестал выходить информационный бюллетень РБО «Ботанический вестник».

С целью оперативного отражения текущих событий и информационной поддержки членов РБО в 1999 г. был открыт сайт Общества в Интернете. Сайт содержит следующие разделы: Структура (Руководящие органы РБО, Отделения РБО. Секции и комиссии), Устав РБО, История РБО, План заседаний (Секции и комиссии, Отделения РБО), Информация (F. A. Q., База данных, Формы), Новости (Президиум РБО, Отделения РБО, Новые члены РБО, Конференции, Издания) и Журналы («Ботанический журнал» и «Растительность России»). Сайт Русского ботанического общества находится по адресу: http://rbo.nm.ru. В 2000 г. была закончена и с тех пор постоянно обновляется база данных РБО, включающая информацию о всех членах Общества. Электронная версия базы данных доступна на сайте РБО.

За отчетный период состоялись 5 заседаний Совета и 5 заседаний Президиума РБО, в том числе два расширенных заседания Президиума, одно из которых было посвящено юбилею Почетного президента РБО А. Л. Тахтаджяна, а второе — 90-летию со дня рождения Б. А. Тихомирова. На заседаниях обсуждались текущие вопросы деятельности Общества, заслушивались отчеты о работе отделений, секций и комиссии, утверждались протоколы общих собраний о создании новых отделений, осуществлялся прием новых членов Общества, а также вопросы, связанные с подготовкой к XI Делегатскому съезду РБО. В 1998 г. Президент РБО и члены Президиума выезжали в г. Петрозаводск, где знакомились с деятельностью Карельского отделения РБО.

УДК 06/.3(47 + 57) : 58 «2003» Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© Л. А. Кузнецов,[1] Е. В. Баранова,[2] М. П. Баранов,[2] И. Н. Дроздова,[3] Г. М. Борисовская[2]

ПРОБЛЕМЫ БОТАНИЧЕСКОГО ОБРАЗОВАНИЯ В РОССИИ[4]

L. A. KUZNETSOV, E. V. BARANOVA, M. P. BARANOV, I. N. DROZDOVA, G. M. BORISOVSKAYA. PROBLEMS OF BOTANICAL EDUCATION IN RUSSIA

[1] Ленинградский областной институт развития образования
[2] Санкт-Петербургский государственный университет
[3] Ленинградский областной государственный университет им. А. С. Пушкина
Поступила 18.09.2003

Существование любого общества зависит от уровня культуры его членов. Само понимание культуры многообразно, и нам представляется правильной точка зрения, в соответствии с которой наука и вообще знание в широком смысле слова являются элементом культуры (Мамзин, «Биология в системе культуры», СПб.: Лань. 1998). «Культурным человеком можно назвать лишь того, кто овладел совокупностью знаний, отраженных в программе хотя бы неполной средней школы» (Гинзбург, «По ту сторону ... разума» / СПб. ведомости, 2.9.2003). Это особенно важно применительно к естественнонаучным знаниям, которые формировались в связи с деятельностью человека в природе.

---

[4] Доклад, прочитанный Л. А. Кузнецовым на XI Делегатском съезде РБО в Барнауле.

Ботаника, конечно же, является самодостаточной областью в системе культуры, и уже это делает ее обязательной учебной дисциплиной общего образования. Однако роль ботаники значительно шире. Во-первых, формирование общебиологического знания и биологической культуры требует знания растений. Во-вторых, формирование столь значимой сегодня экологической культуры просто немыслимо без понимания места и функционирования растения в природных и искусственных экосистемах. И в-третьих, растения потребляются человеком в качестве источника пищи, технических материалов, лекарств, эстетических объектов и т. п. Поэтому изучение ботаники — давняя традиция русской школы.

Ботаника в составе учебной дисциплины «естествознание» появилась в учебных заведениях России в конце XVIII в. Считается, что первым школьным учебником был учебник В. Зуева («Начертания естественной истории», 1786 г.). Однако еще раньше, в 1781 г. и в более поздние годы, в журнале «Экономический магазин» стали появляться публикации знаменитого Андрея Тимофеевича Болотова, вводившего в практику основы ботаники. Если они и не использовались как учебное пособие, то послужили истоком для пособий Севергина, Амбодика-Максимовича, Двигубского и др. В конце XIX—начале XX в. стали появляться учебники для университетов по основным разделам ботаники, как переводные, так и отечественные. Естественно, их авторами были ботаники-профессионалы. Уже в это время ботаники (в том числе и члены РБО) уделяли большое внимание школьному преподаванию. Спад начался в конце 1930-х годов, и лишь в 1960-е годы профессионалы вновь обратились к школьной ботанике. Об этом свидетельствуют публикации в «Ботаническом журнале», журнале «Биология в школе», издания отделений Ботанического общества. За прошедшие 35 лет позиции биологии в школе и ботаники в ее составе не претерпевали принципиальных изменений и были в основном стабильными. Справедливости ради следует сказать, что, несомненно, наблюдалась постоянная тенденция сокращения количества учебных часов. В большей мере это относится к высшей школе.

Остановимся лишь на некоторых проблемах, определяющих ситуацию с общим ботаническим образованием в России. Начинается все с общеобразовательной школы. Одним из факторов, определяющих содержание и уровень преподавания ботаники (в школе), являются учебники. В течение долгих лет в нашей стране были приняты стабильные учебники, соответствовавшие программам, которые утверждались правительственными органами управления просвещением и образованием СССР или союзных республик. Это были учебники В. А. Тетюрева, Б. В. Всесвятского, которые стали предметом обсуждения на II Делегатском съезде ВБО в 1957 г. Они по сути не содержали серьезных основ ботаники. Вскоре после этого на долгие годы в школу пришел учебник М. В. Корчагиной, издаваемый и до последних лет. Содержавший много ошибок, он претерпел значительные изменения, вносившиеся редакторами — нашими московскими коллегами, однако сохранил свое основное содержание и структуру. Этот учебник во многих школах России используется и до сих пор (нет денег на покупку более новых). В начале 1990-х годов отмена централизации в образовании позволила появиться целому ряду альтернативных учебников ботаники, включенных и допущенных Министерством образования в различные образовательные линии. Это учебники В. В. Пасечника, А. Г. Еленевского и М. А. Гуленковой, И. Н. Пономаревой, О. А. Корниловой и В. С. Кучменко. Все эти учебники сопровождаются методическими комплектами. Используется в школах и учебник Т. И. Серебряковой, А. Г. Еленевского, М. А. Гуленковой, А. М. Розенштейна и Н. И. Шориной. География распространения этой учебной литературы весьма пестра и в значительной мере определяется случайны-

ми факторами, что показали опросы методистов и учителей. Пожалуй, наиболее распространены два первых из названных учебников.

Содержание перечисленных изданий в целом отражает необходимые для общего образования требования, хотя к каждому из них могут быть предъявлены претензии как по содержанию (часто многочисленные), так и по методическому воплощению.

Кроме этих, «грифованных», учебников существуют и другие. Назовем их условно экспериментальными. Среди них учебное пособие И. А. Артемова, А. Ю. Королюка, Е. А. Королюк, Н. Н. Лащинского, С. В. Овчинниковой, которое также можно оценить положительно. Совершенно противоположную оценку следует дать сочинению Ю. В. Малеевой и В. В. Чуба, выпущенному издательством «Дрофа».

Следует сказать, что альтернативность учебников не имеет особого значения для конкретных школ или учителей. Они не имеют какой-либо ботанико-географической направленности ни в систематическом разделе, ни в описании растительных сообществ. Как правило, все ориентируются на европейскую территорию с широколиственными или таежными лесами. Поэтому признаком альтернативности для учителя при выборе учебника является сложность учебника или, как ни парадоксально, наличие его в книготорговых организациях и цена! Где уж тут говорить о научно-методическом подходе в преподавании ботаники!

Значительная протяженность нашей страны как в широтном, так и в меридиональном направлении требует регионализации учебной литературы, что может быть решено отчасти изданием приложений к федеральным учебникам. Это прямая задача профессиональных ботаников. Некоторые из них такую работу уже выполняют, о чем идет речь в некоторых представленных на съезде докладах.

Впрочем, есть проблема еще более значимая для общего ботанического образования в школе. Это проблема государственных стандартов. Она появилась во время последней реформы образования, или, как мы называем ее теперь более мягко, модернизации образования.

Поколению, к которому принадлежат докладчики, пришлось пережить несколько реформ образования в СССР. Предшествующие реформы мало изменяли структуру (и даже объем) школьного биологического образования, затрагивая лишь его содержание. В целом, начиная с 1960-х годов можно отметить прежде всего такие позитивные изменения, как замену так называемого курса мичуринского «дарвинизма» «общей биологией» и замену явно агрономической направленности программ учебников (на 1/3) на общеботаническое содержание. В 1990-х годах положительное значение имело уменьшение централизации в образовательном процессе. Появление так называемого регионального и школьного компонентов в учебных планах дало возможность в ряде случаев усилить роль естественнонаучного образования, очень часто за счет экологизации образования в разных формах. Так, в ряде регионов был введен курс «экологии» биоцентрической направленности, что получило поддержку специалистов-биологов. Это объективно способствовало и усилению внимания к преподаванию биологии, в том числе и ботаники (там, где экологизация правильно понимается).

Изменилась ситуация с программами — они стали альтернативными, но совершенно логично потребовалось определить федеральный уровень содержания каждой образовательной области. В этом и заключается интрига. Работа над образовательными стандартами началась в середине 1990-х годов. Еще в 1998 г. был опубликован «Учебный стандарт школ России», подготовленный Институтом общего среднего образования РАО. Редактор — Президент РАО Н. Д. Никандров с соавторами. Однако этот стандарт и иные его варианты остались невостребо-

ванными. Ровно год назад появилось письмо Министерства образования России, в котором для обсуждения был предложен «проект федерального компонента государственного образовательного стандарта». Этот стандарт был создан временным научным коллективом под руководством академиков РАО Э. Д. Днепрова и В. Д. Шадрикова («Проект федерального компонента государственного образовательного стандарта общего образования», ч. I—II. М., 2002). Предполагалось, что в конце 2002 г. проект будет рассматриваться в Государственной думе, однако значительное противодействие научно-педагогической общественности страны задержало этот процесс. В течение этого года выяснилось, что «проект» мало известен широкой общественности, и мы решили, что целесообразно кратко остановиться на его содержании.

Прежде всего следует отметить, что в проекте стандартов значительно снижается значимость естественнонаучных дисциплин. Авторы проекта, как мы увидим далее, видят в этом «соответствие с требованиями современности». Думается, это весьма странное представление о современности.

Обзор государственного стандарта общеобразовательной школы применительно к содержанию ботанического образования.

Начальная школа (I—IV классы)

Организмы. Особенности живого организма: дыхание, питание, движение, размножение. Растения: разнообразие, внешнее строение (части растения), условия жизни. Деревья, кустарники, травы (наблюдение и рисунок строения). Культурные и дикорастущие (различение, описание внешнего вида). Человек и растения (ценность для жизни человека). Красная книга (отдельные представители).

Грибы: названия (4—5) шляпочных, внешний вид, условия жизни. Съедобные, несъедобные.

Основное общее образование (V—IX классы)

Образовательная область — естествознание.

Природоведение (V класс) (70—[56—14])[5]

Наиболее распространенные культурные и дикорастущие растения, грибы своей местности. Редкие и охраняемые виды.

Опыты по изучению влияния температуры, света и влажности на растения (на примере прорастания семян и развития плесени гриба-мукора). Наблюдения приспособления растений к недостатку и избытку влаги и освещенности. Ядовитые растения.

Есть вариант учебного предмета для V—VI классов. По сравнению с названным добавлены основные признаки живых организмов, клеточное строение (микроскоп), представление о развитии жизни на Земле.

Взаимосвязи в живой природе: растения-грибы, растения-бактерии, лишайники. «Ярусный принцип жизни». Красная книга.

Биология (280—[224—56])

Методы изучения живых объектов, наблюдения за ростом и развитием растений, сезонными изменениями в природе. Опыты по изучению химического состава и жизнедеятельности растений, их роста и развития, влияния окружающей среды. «Работа с моделями биологических объектов».

---

[5] Общий объем (час) и соотношение федерального и вариативного компонента.

Особенности строения

Клеточное строение организмов как доказательство их родства и единства. Изучение под микроскопом. Сравнительная характеристика клеток растений, грибов. бактерий, животных. Деление клетки. Гены и хромосомы. Одноклеточные и многоклеточные организмы. Органы и системы органов у растений.

Признаки живых организмов (основные общебиологические понятия, проблема изменчивости, понятие о выведении новых сортов, овладение приемами выращивания растений).

Эволюция живой природы

Дарвин. Движущие силы и результат эволюции. Система органического мира. «Систематические категории, их соподчиненность. Классификация».

«Усложнение растений в процессе эволюции, их роль в природных сообществах (экосистемах) и жизни человека. Распознавание с помощью определителей и справочников растений разных отделов, наиболее распространенных растений своей местности, важнейших сельскохозяйственных культур, обоснование их места и роли в собственной жизни и деятельности. Использование растений человеком (лекарственных, плодов, семян и др.)».

Далее, примерно в том же плане бактерии, грибы и лишайники. Добавлены ядовитые и роль бактерий и грибов в биотехнологии.

Взаимосвязи организмов и окружающей среды

В этом разделе излагаются некоторые проблемы общей экологии на основе понимания среды «как источника веществ, энергии и информации»!

Среднее (полное) общее образование (X—XI(XII) классы)

Следует подчеркнуть, что уровень образования в старшей школе реализуется как профильное обучение. Все предметы здесь представлены как базовые (общие для всех) и профильные для классов и школ соответствующей направленности.

Предмет биологии входит в образовательную область — естествознание. Базовый уровень — объемом 70 часов, что составляет 2/3 от нынешнего объема биологии в старшей школе. Содержание этого предмета — общая биология в ее нынешнем представлении, но сильно урезанная. Разделы: представление о биологии, клетка, организм, вид, экосистемы. Любопытно заметить, что слово «растение» в этом стандарте ни разу не употребляется, за исключением одного раза, когда речь идет о «применении искусственного оплодотворения у растений и животных, человека» (цитата).

Профильный уровень предмета имеет объем 204 часа, что на 29 часов больше нынешнего объема биологии в старшей школе. Выходит, нынешняя общеобразовательная школа уже всех обучает «общей биологии» почти на уровне будущей профильной. Где же тут реальное проявление профильности в реформируемой школе?

Отметим, что начиная с нынешнего учебного года и до 2006 г. по постановлению Правительства проводится эксперимент по введению профильного обучения.

Таков стандарт. Обратим внимание на формальный момент. Термин «ботаника» в стандартах, создаваемых в Минобразования, вовсе не упоминается. В средней школе он подменяется словом «растения» (часто: растения, бактерии, грибы, лишайники), в высшей школе «ботаника» нередко скрывается под термином «биологическое многообразие».

Что касается средней школы, размывание традиционных учебных предметов не случайность, а стремление сузить возможности естественнонаучного образования на основе постепенного перехода к интегрированному курсу естествознания. Эта идея появилась в Комитете образования еще в конце 1980-х годов, обсуждалась на чтениях союзного Парламента в 1990 г., где принимали участие ведущие биологи вузов Москвы, Санкт-Петербурга, ряда союзных республик, учителя и другие, и была отвергнута. Вновь она возродилась в России в середине 1990-х годов.

Как же в нынешних проектах преподносится идея интегративных курсов? Сначала утверждается, что одночасовые (в неделю) учебные дисциплины малоэффективны. Затем на некоторые естественнонаучные дисциплины отводится именно этот один час (например, ботаника, зоология). А далее рекомендуется учебный предмет «Природоведение» изучать не только в V классе, но и в VI «за счет объединения часов, отведенных на освоение учебных предметов „География" и „Биология"». Подобное объединение физики, химии и биологии рекомендуется и в профильной школе гуманитарной специализации, что должно решить задачу «формирования современного научного мировоззрения, самоопределения личности в окружающем мире».

Нам представляется это отходом от традиции российского образования — его научности и фундаментальности. Задачу биологии авторы стандарта видят «в формировании научного мировоззрения, воспитании экологической и гигиенической грамотности». Они не замечают, что, поставив подобные цели, не обратили внимания, что стандарт не содержит фундаментальных основ для достижения этих целей.

При этом одним из оснований такого подхода выдвигается идея чрезмерной перегруженности школьников, подрывающей их здоровье. Спорить с этим сейчас нет необходимости, поскольку работа по коррекции содержания проводилась, в частности, и авторами учебников, о которых шла речь выше. И тем не менее авторы реформирования требуют нового уменьшения объема учебных дисциплин («Письмо Министерства образования Российской Федерации от 9.07.2003 г. № 13-51-145/13»). Теперь предлагается сократить объем школьного курса ботаники с 70 до 35 часов. Таким образом, всю ботанику предстоит изучить в VI классе за 35 часов![6] Как же тут обойтись без упрощения (а точнее, примитивизации) содержания! Впрочем, это и есть идеология реформаторов. Сошлемся на мнение одного из них. Академик РАО и соредактор обсуждаемого стандарта В. Д. Шадриков, будучи еще заместителем министра образования, в своем интервью газете «Известия» (13.01.2000 г.) заявил следующее: «Мы предлагаем разгрузить содержание многих предметов. Наши дети — не аборигены Австралии, которые по жизненной необходимости знают 95 % всей флоры континента. Нам же хватит пальцев на двух руках, чтобы практическую ботанику изучить».

Комментарии в аудитории профессионалов не требуются! Впрочем, любой культурный человек заметит странность подобного подхода.

Если сравнить проект с программами 50-летней давности, то явно просматривается ложноприкладная (примитивная!) направленность без включения фундаментальных ботанических знаний (конечно, адаптированных к возрастной группе учащихся). Только изменилась терминология. Последняя осовременилась и изменила свою направленность. Вместо агробиологической — экологическая и т. д. Те, кто знаком с образованием в зарубежных странах, могут представить, что многие мотивы происходящего навеяны авторам реформ подражанием Западу.

---

[6] Заметим, что в 1950-х годах ботанику изучали по 66 часов два года!

Увлеченные западными стандартами образования, наши реформаторы уподобляются английской учительнице и писательнице Джоан Роулинг с ее видением идеальной школы: вместо занудных химий и ботаник учителя-волшебники должны обучать детей «зельеварению» и «травологии». Но задумаемся, нужны российскому обществу Гарри Поттеры или грамотные, практически подготовленные к взаимодействию с природой, граждане.

Кто-нибудь из нас, возможно, скажет: «Но ведь это же только стандарт. Далее он должен быть превращен в программу, затем появится учебник — все можно раскрыть и исправить». Но ведь скоро стандарт будет утвержден. Закон о государственном стандарте находится в Государственной думе и уже подготовлен к принятию во втором чтении. После его утверждения Президентом выход за рамки стандарта будет просто невозможен.

Не случайно против проекта стандарта активно выступают многие физики, в конце июля открытое письмо деятелей культуры было направлено министру образования В. М. Филиппову по поводу стандартов по литературе. Вполне уместно высказаться по этому поводу и нам.

Высшая школа. Мы остановимся лишь на общей ботанической подготовке специалистов-биологов и учителей биологии. Рассматривать подготовку специалистов-ботаников не представляется возможным, тем более что в программе заседания есть доклады, где эта проблема рассматривается в разных аспектах. Следует обратить внимание, что в последние десятилетия удельный вес ботаники (прежде всего полевых практик) в учебных планах постоянно уменьшался. Особенно это характерно для сельскохозяйственных и лесных вузов. Впрочем, нужно иметь в виду, что наиболее крупные и авторитетные вузы имеют значительную степень свободы в формировании учебных планов.

Мы не намерены подробно рассматривать стандарты, которые существуют уже в течение нескольких лет и в нашей области не претерпевают существенных изменений. Формально в рамках этих стандартов, а часто выходя за их пределы, ряд вузов опубликовал сборники своих программ (МГУ, СПбГУ, МГПУ, РГПУ, ЛГОУ и др.), которые демонстрируют вполне современный уровень и обеспечивают полноценную подготовку биологов разного профиля по ботанике. Мы думаем, что было бы полезным собрать ботанические программы разных вузов России и подготовить их публикацию. Конечно, наиболее реальным представляется организовать это через РБО.

Тем не менее остановимся на некоторых замечаниях по стандартам. Создается впечатление, что работа УМО не опирается на разработанную единую методологию. Стандарты для разных типов вузов достаточно разнообразны и разноолики. Подготовленные в разных УМО, они совершенно не стандартизированы, за исключением индексации циклов дисциплин. Это затрудняет их сравнительный анализ. Более того, даже в пределах одного стандарта нет единообразия: некоторые разделы прописаны достаточно подробно и легко могут быть развернуты в программы, иные представляют лишь перечень учебных дисциплин. Пример: «Государственный образовательный стандарт. Специальность биология». Цикл «ЕН.Ф.04. Химия: Общая химия, аналитическая химия, физическая химия, органическая химия, высокомолекулярные соединения и коллоидная химия». Или цикл ЕН.Ф.05. «Общая биология: Сущность жизни, разнообразие и уровни организации биологических систем, основные концепции и методы биологических наук; стратегия охраны природы». Или цикл ОПД.Ф.01 «Науки о биологическом многообразии (микробиология, вирусология, ботаника, зоология). Вирусы, бактерии, простейшие, грибы, растения, животные, их морфология, основы физио-

логии, образ жизни, географическое распространение; происхождение, классификация, роль в биосфере и в жизни человека; методы прижизненного наблюдения, описания, культивирования, таксономических исследований, коллекционирования».

Каков же смысл в таком стандарте? Что он определяет и предусматривает? Разве что не мешает! Но до поры до времени. В большинстве вузовских стандартов заметно пренебрежение к систематике. Но разве любая наука может существовать без четкого представления об основных своих объектах, о месте их в системе живых организмов?

Сошлемся на авторитеты. Н. В. Тимофеев-Ресовский, известный прежде всего как генетик, утверждал, что любой биолог должен быть ботаником или зоологом, а потом специализироваться в иных областях биологии, т. е. становиться физиологом, цитологом, генетиком и т. д. Вот свидетельство Эрнста Майра: «Систематика есть одна из самых важных и необходимых, одна из самых активных и волнующих и одна из самых благодарных ветвей биологической науки. Я не знаю ни одного другого предмета, который учил бы нас большему о мире, в котором мы живем». И наконец, А. Л. Тахтаджян: «Систематика есть одновременно и фундамент, и венец биологии».

Мы полагаем, что нельзя слепо следовать минимальным требованиям стандартов. Нам кажется, что последнее является причиной неудачи, по нашему мнению, учебника Б. М. Миркина, Н. Г. Наумовой, А. А. Мулдашева «Высшие растения. Краткий курс систематики с основами науки о растительности» (М.: Логос, 2001), рекомендованного Министерством образования в качестве учебника для специалистов-биологов, ботаников, экологов и т. д. В учебнике полезен и оригинален раздел «Основы науки о растительности» (100 стр.). Конспективным является «Введение в систематику высших растений» (157 стр.). Таким образом, специалист-биолог должен получить фундаментальное (!) ботаническое образование на основе формального краткого табличного описания признаков таксона, его распространения, экологии, хозяйственного использования и любопытных фактов. В «Предисловии» авторы утверждают, что «систематика растений — не самый увлекательный предмет», и, следуя стандарту, исключают именно самое увлекательное — устанавливать родственные связи, происхождение таксонов. Но ведь для этого нужно знать основы структурной ботаники. А этого нет вовсе...

Мы думаем, что авторы учебника оказали не очень хорошую услугу ботаническому сообществу, уверовав в министерский стандарт.

Коснемся опыта вузов, близкого авторам доклада.

В Санкт-Петербургском государственном университете с переходом на двухуровневую систему образования по направлению «Биология» в реализуемом учебном плане предусмотрены следующие дисциплины: «Альгология и микология» (I), «Морфология и анатомия растений» (I), «Высшие растения» (II), «Геоботаника» (II), «Физиология и биохимия растений» (III), «Микробиология» (III), «Вирусология» (IV). Помимо лекций, осуществляются лабораторные занятия и учебные летние практики на I и II курсах.

Летним практикам уделяется большое внимание, их объем не сокращался. Студенты I курса знакомятся с биологическим разнообразием на практиках по альгологии, лихенологии, высшим растениям (включая морфологию, биологию, экологию). Позже студенты изучают полиморфизм растений в рамках популяционной генетики, отдельно существует практика по фитоценологии. Серьезная ботаническая подготовка осуществляется для обучающихся по образовательной программе «Экология».

Стандарт специальности «учитель биологии» предполагает следующие дисциплины: «Ботаника с основами фитоценологии», «Микробиология», «Физиология растений», «Биогеография».

В РГПУ им. Герцена реализуются «Микробиология с основами вирусологии», «Анатомия и морфология растений», «Систематика растений», «Физиология растений», «Биогеография». В ЛГОУ им. Пушкина (учитель биологии) реализуются «Ботаника» (низшие растения, высшие растения), «Фитоценология», «Микробиология», «Физиология растений», «Биогеография». В этих вузах все остальные ботанические дисциплины проводятся как спецкурсы и факультативы. На I и II курсах проводятся полевые практики по ботанике.

Заметим, что стандарты предопределяют разный уровень общеботанической подготовки биолога с высшим образованием. Несомненно, более глубокая ботаническая подготовка осуществляется в связи со стандартами, разработанными для магистратуры, где обучение проводится на основе индивидуальных планов. Стандартизации не подвергалась узкоспециальная подготовка ботаников, ведущаяся на кафедрах университетов, и в этом отношении дела обстоят значительно лучше.

Относительно учебников для высшей школы следует сказать следующее. Оценивать все многообразие учебных пособий и практикумов было бы опрометчиво, поскольку в последние годы издавалось довольно много подобной литературы по частным ботаническим курсам различной специализации. Это, как правило, малотиражные издания отдельных вузов, не получающие широкого распространения. Что касается учебников по общеобразовательным курсам, издаваемых крупными издательствами, их весьма мало, а тиражи мизерны. Наши беседы с издательствами показали незаинтересованность их в издании вузовской литературы — малые тиражи, из-за неплатежеспособного рынка сбыта невозможность красочного оформления и т. д. В результате признанный учебник А. Е. Васильева с соавторами «Ботаника. Анатомия и морфология растений» последний раз издавался в 1988 г. Далее следует длительный hiatus — более десятилетия, когда учебная литература для вузов не издавалась. Из учебников последнего времени следует назвать два удачных. Это «Ботаника высших или наземных растений» А. Г. Еленевского, М. П. Соловьевой и В. Н. Тихомирова (2000 г. М.: Academia. Тираж 8000 экз.) и «Ботаника (общий курс)» Г. П. Яковлева и В. А. Челомбитько (2001 г. СПб.: Спецлит. Тираж 5000 экз.). Эти книги изданы в традиционном для российских биологических учебников оформлении — с чёрно-белыми рисунками. Из зарубежной, пригодной для наших вузов, учебной литературы отметим «Ботанику: морфологию и анатомию растений» Бавтутто Г. А. и Еремина В. М. и дополняющий ее атлас.

Даже эта, в принципе существующая, литература для большинства студентов-биологов малодоступна ввиду высоких цен и тиражей максимум 8000 экземпляров! Аналогичные учебники ранее выпускались тиражами 40 000—60 000 экземпляров, что относительно полно обеспечивало потребность в них. Как уже отмечалось, учебник в значительной мере диктует содержание преподаваемых предметов. Более того, учебники ботаники для высшей школы нередко подводили определенный итог тому или иному периоду развития науки и давали новый импульс ее развитию. Министерству образования и издательствам следовало бы подумать об организации открытых конкурсов на создание учебников по основным разделам биологии. Конкурсы должны быть открытыми, ни в коем случае не келейными, как это происходило с пресловутыми стандартами.

Ботаническое общество в последние годы неоднократно обсуждало проблемы ботанического образования. Научно-педагогическая секция его центрального отде-

ления, исподволь подготавливаясь к сегодняшнему заседанию, изучала преподавание ботаники в вузах педагогического, лесного, сельскохозяйственного профиля, в университетах. Рассматривалось преподавание ботаники в школах и внешкольных учреждениях, исследовательская работа школьников и пр. Предметом особого внимания была учебная литература как для общеобразовательной школы, так и для высшей школы. Что касается учебников, обратим ваше внимание на то, что современные авторы не проявляют желания участвовать в этих обсуждениях. Это достаточно удивительно, ибо в течение многих лет такие заседания всегда привлекали авторов учебников.

Особый вопрос — популярная литература по ботанике. Ее отслеживание и обсуждение особенно необходимы в современных условиях книгоиздания. Анализ, проведенный нами, показывает, что авторы-профессионалы составляют не более 15 %. Остальные популяризаторы-компиляторы подготавливают издания, содержащие многочисленные ошибки, нередко и вообще недоброкачественные. Таким образом, потребителю достаточно трудно разобраться в этом потоке литературы. Учитель, да и молодой преподаватель вуза оказываются в трудном положении.

К этому следует добавить стремительно входящий в жизнь Интернет, который заполнен неконтролируемыми и часто непрофессиональными сайтами. Нам представляется, что профессионалы-ботаники, отделения РБО могли бы проявить активность в оценке массовой ботанической продукции. Полезно было бы организовать обсуждения популярных изданий, составлять аннотированные обзоры или библиографические списки. Их можно публиковать либо в региональных изданиях, либо, накапливая в центральной организации, обобщать и публиковать в «Ботаническом журнале», «Биологии в школе». Есть и другие возможности библиографических публикаций. Если многие из нас будут участвовать в этой работе, мы сделаем большое дело для популяризации истинно ботанических знаний.

Не обсуждая проблему подготовки кадров ботаников в целом, остановимся лишь на необходимости повышения их квалификации. Свыше 10 лет назад прекратилась отлаженная система работы факультетов повышения квалификации преподавателей вузов. Практически каждый вуз страны имел возможность направлять своих преподавателей в крупнейшие ботанические центры страны. Мы напомним, например, что в Ленинграде в ЛГУ и ЛГПИ прошли повышение квалификации сотни ботаников, с которыми работали не только профессора и доценты этих вузов, но и ведущие научные сотрудники БИН и ВИР. Подобная ситуация была и в Москве, и в Новосибирске и т. д. Это было особенно важно для небольших вузов, где специализация преподавателей затруднена ввиду малого числа часов на специальные предметы. Сократилось и число молодых научных сотрудников-стажеров. Это неизбежно приводит к расчленению единого ботанического сообщества России. Мы предлагаем обратиться в руководящие инстанции с просьбой восстановить систему повышения квалификации кадров. Последняя должна стать обязательным условием оценки деятельности учебного или научного учреждения. Однако и сами вузы должны проявлять инициативу, устанавливая деловые связи с ботаническими центрами, организовывать научные школы по различным направлениям ботанической науки и т. д.

Биологическая образованность человека — часть его общей культуры. Само по себе это утверждение не вызывает споров. Противоречия возникают лишь при определении уровня этой образованности. Думается, что специалистам, памятуя мудрого Козьму Пруткова, не стоит уподобляться флюсу, но и молча взирать на

ущемление своей области знания не представляется возможным. Критерием отбора, среди прочего, должна быть прикладная значимость знания и его место в общенаучной теории. Это в полной мере относится и к ботанике. Значит, ботаники должны действовать. От нас зависит будущее нашей науки. От нас зависит уровень культуры народов нашей страны.

УДК 061.3 (47 + 57) : 58 «2003» Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

РЕЗОЛЮЦИЯ XI ДЕЛЕГАТСКОГО СЪЕЗДА РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

RESOLUTION OF THE XI DELEGATE CONGRESS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Делегаты и участники XI съезда РБО с глубоким удовлетворением заявляют, что впервые проведенный в азиатской части России (города Новосибирск и Барнаул) съезд стал важным событием в развитии РБО, восстановившим связи ботаников крупнейших научных центров и вузов Европейской России с динамично развивающимися центрами ботанической науки в Сибири и на Дальнем Востоке.

Особенно полно на съезде и в его опубликованных материалах представлены достижения ботаников Сибири, где сложились оригинальные научные школы в области геоботаники, описательной и сравнительной флористики, дендрологии, лесоведения и интродукции растений, значительно выросло число специалистов, работающих по низшим растениям, мохообразным, грибам, появились новые научные журналы, публикующие ботанические работы — «Сибирский экологический журнал» (г. Новосибирск), «Krylovia» (г. Томск), «Turczaninovia» (г. Барнаул), впервые в России создана «Зеленая книга Сибири» с описанием подлежащих охране растительных сообществ, профессионально окреп состав ботанических кафедр в вузах, и возникли новые ботанические ячейки в регионах, где раньше их не было. Огромная заслуга в этом руководства стремительно развивающегося Сибирского отделения РАН.

На Дальнем Востоке России ботаника также развивается весьма интенсивно, прежде всего в областях изучения флоры высших и низших растений, лесоведения, ботанического ресурсоведения. Здесь окреп ряд ботанических садов, коллективы которых используют уникальные природные условия юга Дальнего Востока для расширенной интродукции растений, созданы крупные гербарные коллекции, сильно расширилась сеть особо охраняемых природных территорий.

Заслушав пленарные и секционные доклады, отчет Ученого секретаря РБО о деятельности общества за период с 1998 по 2003 г., отчет ревизионной комиссии Общества, съезд постановил одобрить деятельность Общества и его руководящих органов за прошедший период, утвердить отчеты Ученого секретаря РБО и ревизионной комиссии.

Съезд отмечает, что Русское ботаническое общество значительно пополнило свои ряды, освоило новые формы координации работ ботаников, активно способствовало созданию новых журналов, в том числе журнала «Растительность России».

Съезд подтверждает, что важнейшими задачами РБО являются:

1. Организация межведомственных работ по изучению растительного покрова России, особенно ее азиатской части, как в отношении видового разнообразия низших и высших растений, а также грибов, так и в отношении разнообразия ценотических объектов разного уровня организации — от фитоценозов до типов растительности, состава и динамики флор естественных регионов разной размерности, а также флор антропогенно преобразованных территорий, природных комплексов растительности регионов разной размерности и разной степени нарушенности в результате деятельности человека.

2. Координация работ по всестороннему изучению ресурсов растительного покрова России с целью их рационального использования и охраны, в том числе в рамках международных, государственных и академических программ и проектов.

3. Пропаганда подлинно научных ботанических знаний, развитие полноценного ботанического образования на всех уровнях общего и профессионального образования.

Съезд вновь обращает внимание на то, что любые формы приватизации ботанических коллекций учреждений и учебных заведений разной ведомственной принадлежности недопустимы. Сохранность ботанических коллекций (гербарных и музейных собраний, коллекций живых растений ботанических садов и дендрариев, специализированных лабораторных коллекций культурных растений и грибов и т. д.), представляющих национальные достояния России, должна быть обеспечена при всех преобразованиях.

Съезд обращает внимание ботаников на значительное отставание исследований по анатомии и морфологии растений в России в целом, связанное как с упадком материальной базы работ и старением оборудования, так и с односторонним развитием этих исследований в результате специализации ботаников в различных вузах преимущественно в области биоморфологии в ущерб классической анатомии и морфологии, сравнительной морфологии отдельных органов и особенно — функциональной анатомии и морфологии в тесной связи с биохимией и физиологией растений. Особенно заметно это именно в регионах Сибири и Дальнего Востока, где эти направления работ практически не развиваются.

Слабо развиваются в регионах азиатской России и исследования в области эмбриологии растений, что в первую очередь связано с отсутствием в общем курсе ботаники сколько-нибудь обстоятельных разделов эмбриологии даже цветковых сосудистых растений.

Особого развития требуют и работы по изучению грибов, низших растений и мохообразных. Учитывая сложность систематики этих организмов и совершенно недостаточные знания роли разнообразия грибов и низших растений в организации наземных и водных экосистем, необходим, в первую очередь, ускоренный рост кадров специалистов по грибам и низшим растениям, в том числе для работы в регионах азиатской части России. Исключительно важно в этой связи и развитие соответствующей базы — в первую очередь для исследований в области молекулярной систематики, для создания обширных коллекций живых культур и биотехнологических работ.

Необходимо развивать молекулярно-систематические исследования сосудистых растений, возможно, в первую очередь с охватом групп, содержащих культурные растения и их диких сородичей, поскольку по ряду подобных групп велись и ведутся генетические исследования, а также работы по расшифровке геномов. Но не менее важно и ускоренное развитие классической систематики сосудистых растений, обогащенное методами эйдологического анализа в природе и интродук-

ции. Первоочередной задачей остается создание современной сводки «Флоры России», первой для территории России в современных границах.

Съезд высоко оценивает деятельность инициативной группы С.-Петербургских ботаников по созданию журнала «Растительность России» и призывает ботаников других регионов активно содействовать дальнейшему развитию этого журнала. Развитие геоботанических исследований в столь обширной и разнообразной стране, как Россия, исключительно важно, особенно в связи с тем, что практическая востребованность результатов этих работ ныне недопустимо мала. Между тем именно геоботанические работы способны значительно более точно и полно обосновать стоимостные оценки тех или иных земель и угодий. Крайне необходимо в связи с этим создание рабочих групп при РБО или отдельных учреждений для создания методических пособий по исследованиям отдельных типов растительности или угодий разного типа пользования, а также проведение специализированных школ-семинаров.

Съезд обращает внимание на резкий спад в стране ботанико-ресурсоведческих работ, утрату ряда специализированных центров ботанического ресурсоведения. Это особенно пагубно сказывается на недоучете в комплексных оценках стоимости земель и угодий разного назначения возобновимых ресурсов пищевых, лекарственных, кормовых растений и растений — источников технического сырья, съедобных грибов, исчезновении крупных массивов угодий, где заготавливались в большом количестве плоды (орехи, ягоды) пищевых растений, съедобные грибы, сырье лекарственных растений и т. д. В ряде регионов практически прекратились работы по оценке запасов сырья и нормированию ежегодного изъятия ресурсов. Совершенно очевидно, что необходимы срочные работы в Европейской России и на юге Сибири и Дальнего Востока для создания кадастров угодий недревесных источников растительного сырья, которые могли бы служить источником возобновляемых растительных ресурсов долговременного пользования.

Съезд поддерживает инициативу Совета ботанических садов России по подготовке национальной стратегии по сохранению биологического разнообразия растений. Съезд поручает Совету ботанических садов России и Региональному совету ботанических садов Сибири и Дальнего Востока обратиться в Президиум ДВО РАН с обоснованием необходимости сохранения ботанических садов Дальнего Востока как самостоятельных научных учреждений и содействия в укреплении их материально-технической базы.

Съезд считает, что охрана растительного покрова России во всем разнообразии ее направлений является важнейшим направлением работы РБО.

Съезд обращает внимание ботанической общественности на необходимость неотложных мероприятий по сохранению флоры и растительности российского Причерноморья и поручает руководству РБО обратиться в государственные, региональные и академические высшие инстанции с разработанными проектами необходимых мер по охране природы этого региона.

Съезд поручает руководству Общества проведение работ по расширению списка отечественных ботанических журналов в числе «рецензируемых и рекомендованных» для публикации результатов работ по темам докторских диссертаций по специальностям «Ботаника» и «Микология».

Съезд обращает внимание руководства РБО на необходимость формирования делегации российских ботаников для участия в очередном Ботаническом конгрессе (Австрия, 2005 г.).

Съезд глубоко благодарит коллективы Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск) и Алтайского государственного университета

(г. Барнаул) за сложнейшую работу по организации и проведению съезда и послесъездовских экскурсий, выполненную творчески и с огромными затратами сил.

Съезд с благодарностью принимает предложения ботаников Казани о проведении следующего XII съезда РБО (2008 г.) в Татарстане (на базе Казанского государственного университета).

УДК 061.3 (47 + 57) : 58 «2003» Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

РЕЗОЛЮЦИЯ XI ДЕЛЕГАТСКОГО СЪЕЗДА РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ПО ПРОБЛЕМЕ «БОТАНИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ В РОССИИ»

RESOLUTION OF THE XI DELEGATE CONGRESS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY ON THE PROBLEM «BOTANICAL EDUCATION IN RUSSIA»

XI Делегатский съезд Русского ботанического общества, состоявшийся 17—27 августа 2003 г. в городах Новосибирск и Барнаул, заслушал и обсудил на пленарном заседании доклады Л. А. Кузнецова, Е. В. Барановой, М. П. Баранова, И. Н. Дроздовой, Г. М. Борисовской (г. С.-Петербург) «Ботаническое образование в России»; Т. А. Терехиной и М. М. Силантьевой (г. Барнаул) «Ботаническое образование в Алтайском крае»; Ж. Ф. Пивоваровой (г. Новосибирск) «Экологическое образование и просвещение в Сибирском регионе»; Д. В. Гельтмана (г. С.-Петербург) «Ботаническое общество и ботаники в формировании гражданского общества в России».

В работе съезда приняли участие 177 делегатов и свыше 200 гостей (сотрудники РАН и других ведомств, преподаватели вузов, учителя школ, педагоги других образовательных учреждений), представляющих почти 2000 членов Русского ботанического общества из 53 субъектов Федерации, ботаники Украины, Казахстана, Ирана и др. В обсуждении вопроса участвовали 18 человек, которые дополнили и поддержали положения основных докладов.

Было отмечено, что преподавание ботаники в учебных заведениях России ведет начало с конца XVIII в., оно всегда отличалось глубиной содержания и фундаментальностью. После снижения научного уровня в преподавании биологии в 1930—1950-е годы лучшие традиции были восстановлены, и как школьная, так и вузовская ботаника впоследствии не претерпевала существенных негативных изменений, несмотря на проявлявшуюся тенденцию сокращения учебных часов. В начале 1990-х годов отмена централизации в образовании привела к появлению альтернативных школьных учебников по ботанике, сопровождавшихся методическими комплексами. Эта положительная тенденция проявлялась и в других биологических учебных дисциплинах. Биологическое образование подкреплялось введением новых курсов, в частности «Общей экологии» в составе регионального компонента учебного плана во многих субъектах Федерации. Это способствовало обогащению и обновлению содержания школьного ботанического образования. В ряде регионов уже давно формируется цельная система ботанического образования и просвещения. В докладах и выступлениях обобщен положительный опыт совместной работы образовательных учреждений всех уровней, научных учреждений, общественных организаций, и в первую очередь РБО. Ботаническое образование наряду с экологическим является элементом общекультурного процесса. В России

стремительно изменяется как экономика, так и общество. Образовательный процесс должен учитывать эти изменения, и в связи с этим модернизация общеобразовательной школы представляется вполне своевременной. Однако обнародованные в течение последнего года Министерством образования Российской Федерации документы, раскрывающие суть модернизации общеобразовательной школы («Проект федерального компонента государственного образовательного стандарта общего образования», ч. I—II. М., 2002 г.; «Базисный учебный план» для начального общего, основного общего и среднего (полного) общего образования, «Письмо Министерства образования Российской Федерации от 09.07.2003 г. № 13-51-145/13», и др.). вызывают большую тревогу. Намечаемые изменения естественнонаучного образования находятся в противоречии с традициями русской школы — фундаментальностью и системностью образования. Они ведут, в частности, к разрушению вполне оправдавшей себя системы биологического образования. Предлагаемые изменения не смогут обеспечить формирования научного мировоззрения и столь необходимой современному гражданину экологической культуры. Это относится как к содержанию биологических дисциплин, так и к их объему (ботаника — 1 час в неделю). Необъяснима и опасна непоследовательность Министерства образования, всего лишь год назад (13 июня 2002 г.) рекомендовавшего совсем иные «объемные показатели для разработки федерального компонента государственного образовательного стандарта общего образования»!

Негативные изменения наблюдаются и в общем ботаническом образовании в вузах: происходит сокращение объема реального учебного времени, скрываемого в виртуальных показателях объема самостоятельной работы студента (или трудоемкости ГОС ВПО). «Стандарты» вступают в противоречие с содержанием программ и с логикой построения учебных курсов и планов, с содержанием стандартных учебников.

Учебные заведения не обеспечиваются в достаточной степени учебниками и методическими материалами, разрушена система повышения квалификации преподавателей вузов. Ботаническое просвещение, проводимое средствами массовой информации и издательствами, не всегда отвечает научным требованиям, среди авторов мало профессиональных ботаников. В последние годы недостаточная работа в области ботанического образования и просвещения проводится и отделениями РБО.

Съезд постановил:

1. Определить важной задачей отделений РБО участие в работе по ботаническому образованию и просвещению населения. Предложить руководству отделений обсудить состояние ботанического образования в регионе, определить возможности и пути его совершенствования. Информацию о ходе обсуждения и принятые документы представить в Президиум РБО не позднее декабря 2003 г.

2. Считать предложенные Министерством образования Российской Федерации стандарты по биологии для основной и старшей (профильной) школы неудовлетворительными, а проекты базовых учебных планов, предложенные для обсуждения в письме Министерства образования от 09.07.2003 г., разрушающими биологическое, в том числе и ботаническое, образование в нашей стране. Съезд решительно протестует против политики, проводимой в отношении всего естественнонаучного образования.

3. Съезд поручает Президиуму РБО изыскать пути активного участия в дальнейшей работе над образовательными стандартами и учебными планами общеобразовательной школы. Просить Министерство образования Российской Федерации

включить представителя Русского ботанического общества в состав кординационного Совета.

4. Учитывая роль экологического знания в биологической подготовке учащихся, рекомендовать органам управления образования субъектов Российской Федерации включить в региональные базисные учебные планы общеобразовательных учреждений учебную дисциплину «Экология». Учитывая постоянно растущую потребность школы в учителях экологии, просить Министерство образования восстановить подготовку по специальности 540104 «Экология».

5. Просить Министерство образования Российской Федерации и руководство УМО по различным направлениям повысить требования к качеству принимаемых документов, организовывать их предварительное обсуждение, привлекая к этой работе специалистов не только вузов, но и научных учреждений, и, безусловно, учитывать их мнение, что совершенно не было сделано при обсуждении государственного стандарта в Министерстве образования, пренебрегшем мнением ученых Российской академии наук.

6. С учетом опыта ведущих вузов рекомендовать УМО и Советам высших учебных заведений рассмотреть возможность включения в учебные планы самостоятельных курсов микологии, популяционной биологии, размножения растений и др.

7. Отметить необходимость сохранения натуралистического характера школьного, среднего специального и вузовского ботанического образования; усилить подготовку студентов-биологов к проведению экскурсий в природу.

8. Учитывая потребность в повышении уровня профессиональной подготовки педагогических кадров, необходимость создания условий для непрерывного образования специалистов в течение всей трудовой деятельности, рекомендовать учебным заведениям, обеспечивающим дополнительное профессиональное образование (в том числе в вузах, сохраняющих и двухступенчатую систему подготовки), разнообразить формы и методы обучения, применяя современные информационные технологии, активнее привлекая к работе специалистов научных ботанических центров, использовать их материальную базу, практиковать проведение в вузах научных школ по различным разделам ботаники. Просить Министерство образования Российской Федерации восстановить оправдавшую себя систему повышения квалификации профессорско-преподавательского состава вузов по биологии.

9. Отмечая дефицит наглядных пособий (традиционных и на электронных носителях) по курсам ботаники и экологии как для общеобразовательной, так и для высшей школы, просить Министерство образования Российской Федерации, ведущие издательства учебной литературы («Просвещение», «Дрофа», «Вентана-граф» и др.) предусмотреть возможность их подготовки и тиражирования.

10. Предложить отделениям РБО шире практиковать обсуждение учебной, методической и популярной литературы по ботанике, привлекая к участию авторов и представителей издательств. Научно-педагогической секции Центральной организации РБО обобщать опыт работы отделений с целью публикации обзоров, рецензий, аннотированных списков научно-популярной и методической литературы. Обратить внимание издательств на возможность использовать организации РБО для рецензирования их продукции.

11. Рекомендовать членам РБО, специалистам-ботаникам активизировать работу по написанию учебников, фундаментальных словарей и справочников, региональных дополнений к учебникам, литературы о выдающихся ученых и их роли в изучении растительного мира России и т. д.

12. Обратить внимание преподавателей биологических кафедр, специалистов-методистов на необходимость оптимизации преподавания ботаники на основе разработки новых педагогических технологий и методических подходов, обеспечивающих необходимое качество на всех уровнях дошкольного, школьного, высшего и последипломного образования.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 1)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ – PLANTAE VASCULARES

«БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ» ЗА 5 ЛЕТ (ИЮНЬ 1998—АВГУСТ 2003 гг.) ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Год основания журнала: 1916.
Учредители: Российская академия наук, Русское ботаническое общество.
Периодичность: 12 номеров в год.
Язык публикаций: русский, английский.
Резюме: на английском и русском языках.
Тираж 453 экз.
Издательство: Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН.

Тематика журнала — анатомия и морфология растений, эмбриология растений, проблемы эволюции растительного мира, систематика растений, флористика, фитоценология, динамика растительности в естественных и антропогенных условиях, экологическая физиология растений, биология и экология растений, коллекции, история науки, персоналии, критика и библиография.

Разделы: обзорные и оригинальные статьи, сообщения, систематические обзоры и новые таксоны, флористические находки, коллекции, охрана растительного мира, методика ботанических исследований, числа хромосом, история науки, юбилеи и даты, потери науки, критика и библиография, хроника, события в Русском ботаническом обществе, письма в редакцию.

ISSN 006-8136

Публикации

Число статей	1998 г. с июня	1999 г.	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г. по август	**Всего**
Опубликованных	166	243	212	256	221	149	**1247**
Вновь поступивших	162	307	255	211	276	160	**1371**
Отклоненных	21	16	19	24	33	11	**124**

Причины отклонения статей (9 % от поступивших): несоответствие профилю журнала, представление ранее опубликованных автором данных, три отрицательных отзыва независимых рецензентов.

Схема прохождения статей

1. Регистрация полученной статьи в редакции.
2. Рецензирование (2—3 отзыва).
3. Рассмотрение на заседании редколлегии содержания статьи и отзывов. Принятие в печать.
4. Научное редактирование.
5. Литературное редактирование.
6. Вычитка статьи ответственным редактором номера.
7. Чтение номера журнала главным редактором.
8. Обсуждение и принятие номера журнала в печать на заседании редколлегии.

В выпуске каждого номера журнала участвуют 60—80 человек (если в номере публикуется примерно 20 статей, то примерно 25 человек — авторы, 40 — рецензенты, 8—10 — редакторы).

Сроки опубликования статей

Период со дня поступления окончательного варианта статьи до ее опубликования в среднем составляет **7 месяцев, обычно 5—6 месяцев** (если авторы не задерживают статью при доработке!) (см. последние номера журналов).

Рецензирование статей

В рецензировании статей принимают участие более 120 высококвалифицированных специалистов-ботаников (как нашей страны, так и зарубежья). Среди них члены-корреспонденты и академики РАН, 47 % имеют степень доктора биологических наук, 53 % — кандидата биологических наук.

Среднее число отзывов рецензентов на одну публикацию составляет 2—3.

Средний срок прохождения рецензий на одну публикацию составляет 5 мес.

География статей

Статьи представлены следующими регионами:

С.-Петербург — 30 %

Москва — 10 %

62 пункта РФ (города, поселки, заповедники и т. д.) — 50 %

Зарубежье — 10 %,

в том числе ближнее зарубежье: Азербайджан, Армения, Белоруссия, Грузия, Казахстан, Киргизия, Латвия, Литва, Узбекистан, Украина, Эстония — 7 %, дальнее зарубежье: Великобритания, Германия, Иран, Испания, Монголия, Япония и др. — 3 %.

Публикации молодых ученых

Доля публикаций молодых ученых (включая аспирантов) составляет **11 %**.

Хотелось бы большей активности!

Информация о «Ботаническом журнале» в Internet

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте Ботанического общества: http//rbo.nm.ru, где имеются содержание вышедших номеров, правила для авторов, условия подписки и пр.

Работа редколлегии

Редколлегией проделан большой объем работы.

За 5 лет проведено **57 заседаний** редколлегии. На заседаниях были рассмотрены и обсуждены **материалы 74 номеров** «Ботанического журнала». Рассмотрены содержание **1371 статьи и отзывы к ним**. Члены редколлегии принимали активное участие в рецензировании статей, что способствовало совершенствованию качества публикуемого материала. Всего было дано **более 2400** развернутых и обоснованных отзывов.

Непосредственное общение с авторами также способствовало работе. С различными вопросами в редколлегию обратилось **свыше 2000** человек (лично, по телефону, с помощью электронной почты, по Интернету). Деловая корреспонденция составила более **1000 писем** и более **4000 конвертов** со статьями.

Осуществляется ежемесячный контроль за продвижением статей. Проводится ревизия состояния картотеки учета статей в редакции.

Своевременно решались организационные вопросы и вопросы по оформлению журнала: рассмотрены новые «Правила для автора»; на обложке журнала появилась точная дата выхода журнала; изменилась «шапка» статей — сразу приводятся адресные данные (включая факс и электронную почту автора), указана дата получения окончательного варианта статьи; введен новый раздел « Коллекции»; стали публиковаться тематические библиографические списки; в статьях появился раздел «Благодарности».

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Ботанический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной ботаники: теоретические и обзорные статьи, сообщения, систематические обзоры, описания новых таксонов и наиболее интересных флористических находок, новые методики, статьи, посвященные охране растительного мира. В журнале публикуются материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), информация о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях, статьи по истории науки. При этом весьма желательно не ограничиваться простой констатацией событий, а давать их анализ и оценку. В разделе «Критика и библиография» обсуждаются отечественные и иностранные монографии и сборники, представляющие интерес для читателей журнала. Завершает журнал раздел «Письма в редакцию».

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. В «Ботаническом журнале» печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

2. К статье должно быть приложено письмо автора (авторов) с просьбой о публикации, в котором необходимо указать:

1) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
2) членство в РБО, ученую степень и звание (если они имеются);
3) почтовый адрес (служебный и домашний), телефон, факс, e-mail;
4) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

На отдельной странице следует привести на английском языке общепринятую версию названия учреждения, где выполнена работа, транслитерацию фамилий авторов, перевод ключевых терминов, обозначений, сокращений и единиц измерения, используемых в работе.

По желанию автора к статье могут быть приложены 2 открытки с маркой и указанием адреса, фамилии, имени, отчества автора, а также названия статьи. Редакция отправит их по указанному адресу для извещения автора: 1) о получении материалов (с указанием даты регистрации и регистрационного номера) и 2) о принятии статьи в печать (с указанием даты).

3. Оформление рукописи.

3.1. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статьям отечественных авторов, представленных на английском языке, должен прилагаться русский текст, соответствующий оригиналу. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами. При этом особое внимание следует обратить на ясность, точность и последовательность в изложении материала. Латинские описания новых таксонов должны быть краткими и ясными, весьма желательно предварительно проверить латынь у специалистов.

3.2. Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

3.3. Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей — 30 стр., для оригинальных — 25, для сообщений, систематических обзоров, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира — 15 стр., для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3.4. Рукописи присылаются в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А 4 на компьютерном принтере через 1.5 интервала (12—14 пунктов шрифта типа Times New Roman) или через 2 интервала четким контрастным шрифтом на пишущей машинке. Размер полей — сверху, снизу, слева — 3 см, справа не менее 1 см. Страницы должны иметь сплошную нумерацию.

3.5. Общий порядок расположения частей статьи.

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора (авторов).
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора (авторов) и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.

6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи. (Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы).
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

3.6. Если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; звездочкой помечается фамилия автора, на чье имя следует направлять оттиски и другую корреспонденцию. После названия статьи и учреждения редакция указывает дату поступления статьи (дату получения окончательного варианта статьи).

Начало статьи оформляется по образцу:

УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE*

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, факс (812) 234-45-12, e-mail
Поступила в редакцию 26. 01. 2000 (дата ставится редакцией)
Аннотация (не более 15 строк)
Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae.*

Заглавие статьи должно быть кратким (8—10 значащих слов), информативным, включать ключевые слова и точно отражать содержание статьи. Названия видов приводятся на латинском языке, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования. Аннотация должна содержать только главную информацию статьи, не превышая объемом 100—150 значащих слов, лишена вводных фраз. Отдельной строкой приводится перечень ключевых слов.

Материал и методы должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале — точным указанием географических координат). При описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки и фотографии в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (табл. I, табл. II) (римские цифры). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во Введении.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокраще-

ния, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов в столбцах ставить кавычки.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилия авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации должны быть пригодны для непосредственного воспроизведения. Формат представляемых иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см.

Рисунки должны быть понятными, надписи размечены в соответствии с текстом. Рисунки должны содержать минимум надписей. Имеющиеся на рисунках детали обозначаются арабскими цифрами или строчными буквами русского алфавита, которые расшифровываются в подрисуночной подписи. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте.

Фотографии должны быть напечатаны на белой глянцевой бумаге с накатом и иметь четкое изображение. Фотоснимки с коричневым тоном и зернистой поверхностью не принимаются. Первый экземпляр фотографий представляется без каких-либо пометок на лицевой стороне; на втором экземпляре, используемом в качестве макета, наносятся все обозначения тушью. Фотографии должны быть представлены нескрепленными в конверте. Если фотоснимков много, то желательно представить макет расположения фотографий на листе (в виде ксерокса на листе или дополнительно наклеенных на листе фотоснимков). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения не обязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменяются.

Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами. Содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку.

На графиках на осях следует указывать только измерявшиеся величины, а в подписи указать, что приведено на оси абсцисс и на оси ординат, и размерности величин. Например: «По оси ординат — содержание каротиноидов, мкг/г сухой массы».

Все формулы и условные обозначения должны быть четко напечатаны на принтере или вписаны черными чернилами или тушью. Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях (слева) карандашом. В десятичных дробях после целых чисел ставить точки (а не запятые). Знак умножения ставить точкой на среднюю линию.

Обозначения сносок делать цифрами, ставить их после знаков препинания. Нумерация сносок в тексте — сквозная.

Следует делать ясными различия между буквами, сходными по написанию, например n и h, e и l; необходимо также различать буквы I и J, цифры 1 и I. Буквы C, K, O, 3, P, S, U, V, W, X, Y, Z в сомнительных случаях должны быть выделены простым карандашом двумя горизонтальными линиями, прописные — снизу, строчные — сверху. Например, 3 — прописная буква, 3 — цифра три или $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать. Римские цифры I, II, $\overline{\underline{III}}$ и другие для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш следует подчеркивать сверху и внизу одной линией.

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на принтере (машинке). Авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи. Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам со ссылкой на них. Названия таксонов (кроме авторов) печатаются курсивом и подчеркиваются волнистой линией карандашом.

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью, и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название уч-

реждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

Ссылки на литературу в тексте приводятся так: 1) фамилия автора дана в тексте — «как указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) фамилия автора не дана в тексте — «как указывалось прежде (Комаров, 1909)»; 3) необходимо указать страницы — «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных авторов аналогично — «как указывал еще A.Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев). Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999). При цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования статьи.

Список литературы должен быть оформлен на отдельном листе (листах). Список составляется только по работам, цитированным в тексте. Все работы, упомянутые в тексте, должны быть включены в список. Список литературы составляется в алфавитном порядке — сначала на русском и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский), затем на иностранном. Все ссылки даются на языке оригинала. Названия на японском, китайском и других языках, использующих не латинский шрифт, пишутся в русской транскрипции перед работами с латинским шрифтом. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ. Если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в Списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: 2000 а, б, в — для отечественных работ, 2000 a, b, c — для иностранных.

Следует строго соблюдать следующий порядок библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Для сборников, тезисов:

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Пылаев И. Г., Пяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Для депонированных научных работ:

Ковтонюк Н. К., Иванов В. П. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786-В86.

Для диссертаций:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

За правильность и полноту предоставленных библиографических данных редакция ответственности не несет.

4. Таксономические публикации. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) (СПб., 1996) с учетом изменений и дополнений, содержащихся в «Сент-Луисском кодексе — 2000 г.» (см.: Егорова Т. В. О работе и решениях номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999 г.) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 138—147). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты описаний новых таксонов. Для палеоботанических работ диагноз может быть представлен на латинском или английском языке. При подготовке рукописей необходимо пользоваться рекомендованными в «Новостях систематики высших растений» (2000. Т. 32) справочными материалами: «Указателем международных сокращений названий главнейших гербариев мира» («Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world. 8th ed. New York, 1990»), «Алфавитным указателем главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» (Черепанов, 1966 : 346—350), «Перечнем сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (Заиконникова, 1968 : 254—282), «Русско-латинским указателем основных физико-географических названий СССР, 1, 2» (Забинкова, Кирпичников, 1991 : 166—181; 1993 : 142—153), «Русско-латинским указателем названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР» (Забинкова, Кирпичников, 1993 : 153—159) и др.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться досылкой типа или изотипа этих таксонов.

Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Гербарные образцы должны высылаться по адресу:

197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, дом 2, Ботанический институт, для «Ботанического журнала», Т. В. Егоровой.

Сразу после регистрации о получении гербарный материал передается на рассмотрение специалистам и хранится затем в LE.

5. Электронная копия рукописи. К рукописи необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии. Иллюстрационный материал (рисунки, фотографии и пр.) можно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами.

6. Редакционная подготовка. 6.1. При получении редакцией рукопись регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При наличии замечаний она отсылается автору на доработку. Доработанный вариант статьи (в двух экземплярах) автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на замечания рецензента не позднее чем через 6 месяцев после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Очередность публикации статей определяется регистрационной датой их поступления в редакцию. Рукописи, задержанные автором более года, снимаются с очереди и рассматриваются как вновь поступившие.

6.2. Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, могут по решению редколлегии быть опубликованы вне очереди.

6.3. Редакция «Ботанического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи и возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

6.4. Редакция высылает автору для исправления опечаток корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения).

Никакие изменения текста против оригинала не допускаются. Должны быть исправлены только опечатки.

6.5. После опубликования статьи авторам высылаются оттиски (5 экземпляров).

6.6. В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление и возвращает один экземпляр рукописи.

6.7. Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте РБО: httpo://rbo.nm.ru, где имеются содержание вышедших и находящихся в печати номеров, правила для авторов, условия подписки и пр. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@nauka.nw.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

Вышла в свет библиографическая сводка по сосудистым гидрофильным растениям А. И. Кузьмичева «Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Ретроспективный указатель научной литературы (1853—2001 гг.)». Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2002. Тираж 200 экз. Библиография 2950 назв.

Информацию о новых публикациях (для подготовки «Дополнения») можно посылать проф. Анатолию Ивановичу Кузьмичеву по адресу: 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, e-mail: Kuzmicz@ebiw.jaroslavl.ru.

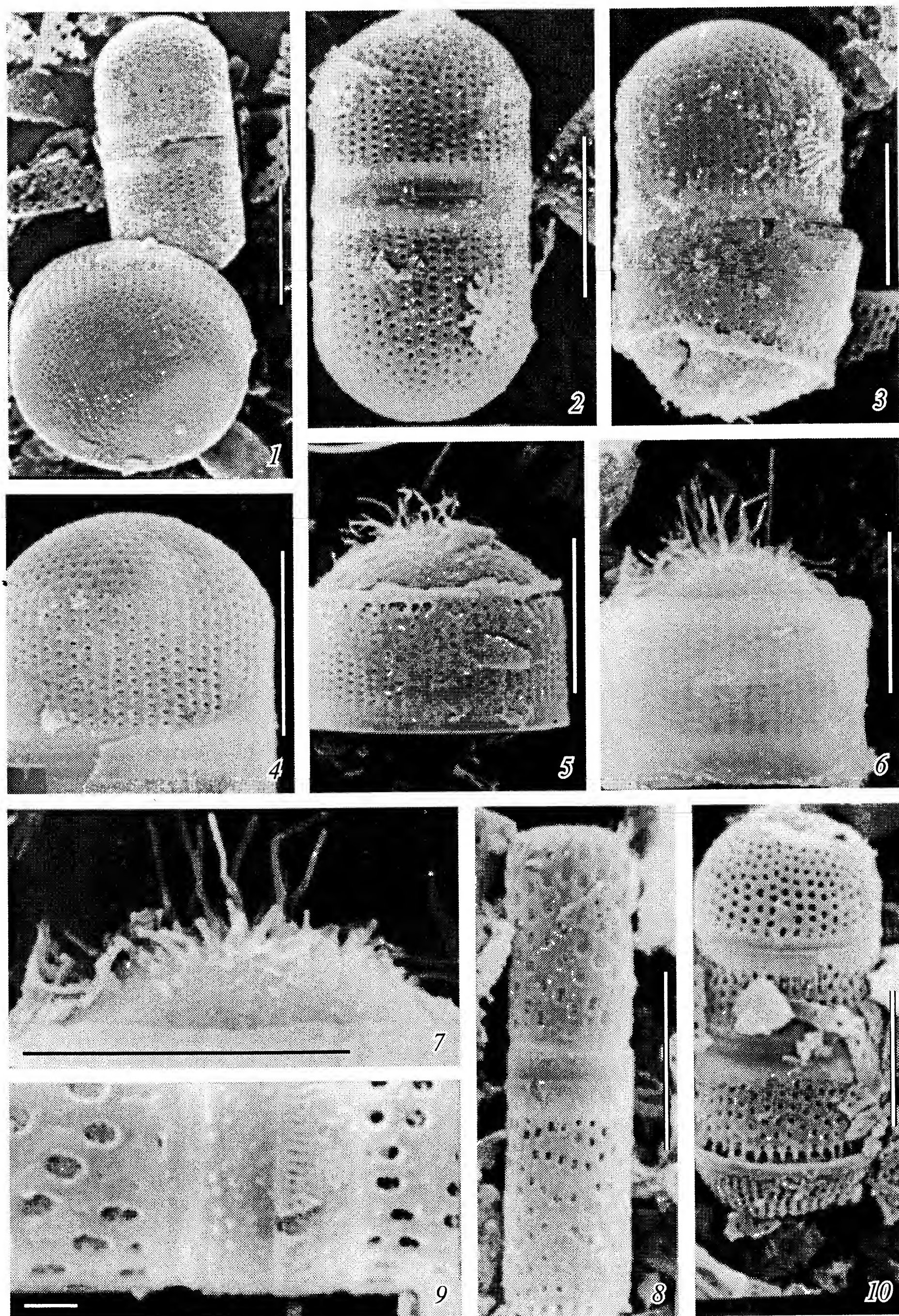


Таблица I. Споры и отдельные створки спор *Aulacoseira* из плиоценовых отложений оз. Байкал.

1—4 — споры с обычным строением, сходные с *A. skvortzowii*; *5—7* — споры *Aulacoseira* с пучком тонких кремнеземных выростов в центре лицевой поверхности створки; *8, 9* — «спороподобный» панцирь *Aulacoseira*; *10* — прорастающая спора *Melosira hibschii*. СЭМ. Масштабная линейка — 10 мкм.

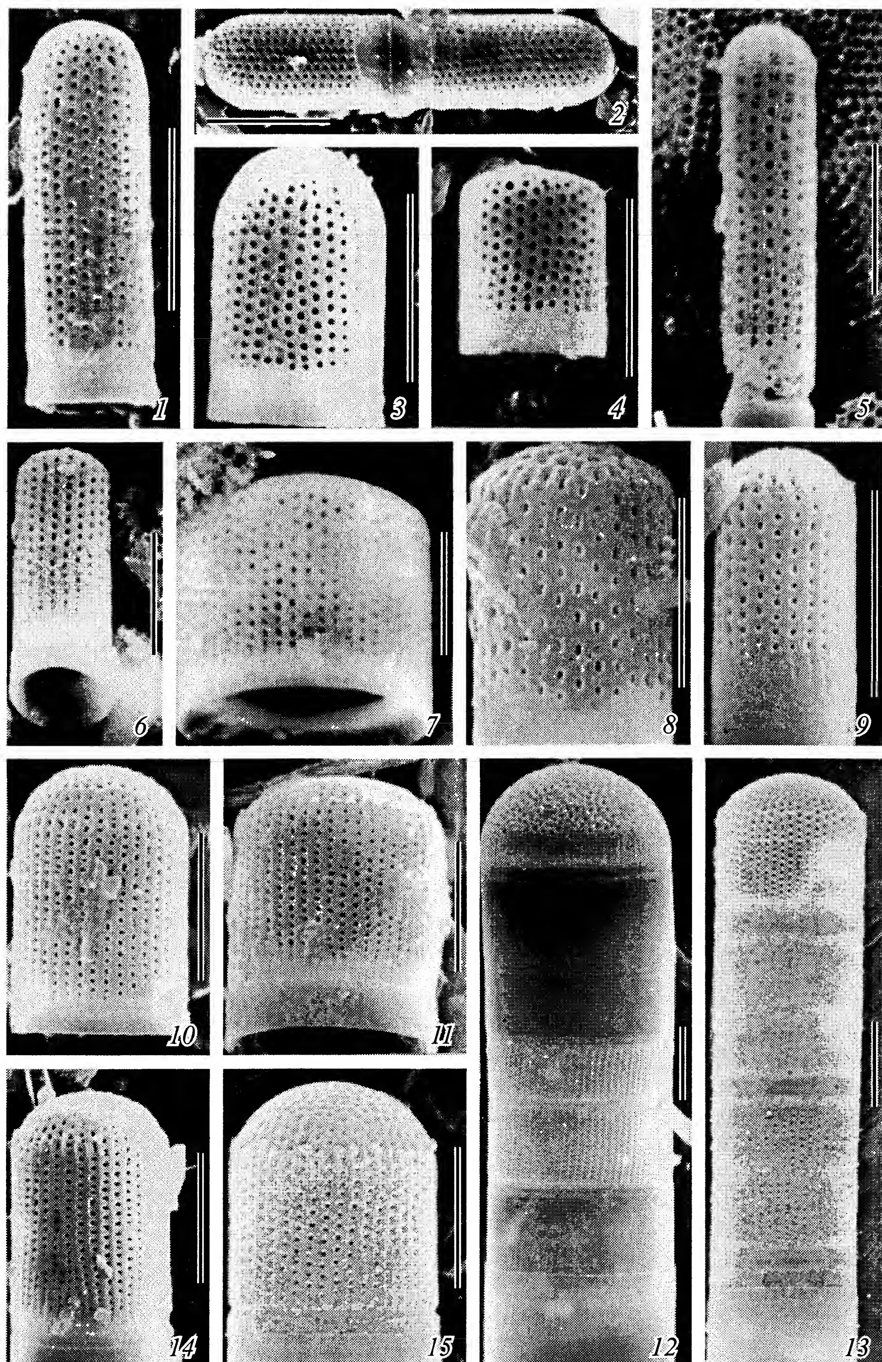


Таблица II. Споры и отдельные створки спор *Aulacoseira*.

1—4 — плиоценовые отложения Прикамья; *5—8* — плейстоценовые отложения Байкала; *9—11* — споры *A. skvortzowii* из фитопланктона открытого Байкала; *12—14* – фитопланктон Чивыркуйского залива Байкала: *12* — прорастающая ауксоспора; 13—прорастающая спора; *14* — покоящаяся спора; *15* — Посольский сор оз. Байкал. СЭМ. Масштабная линейка — 10 мкм.

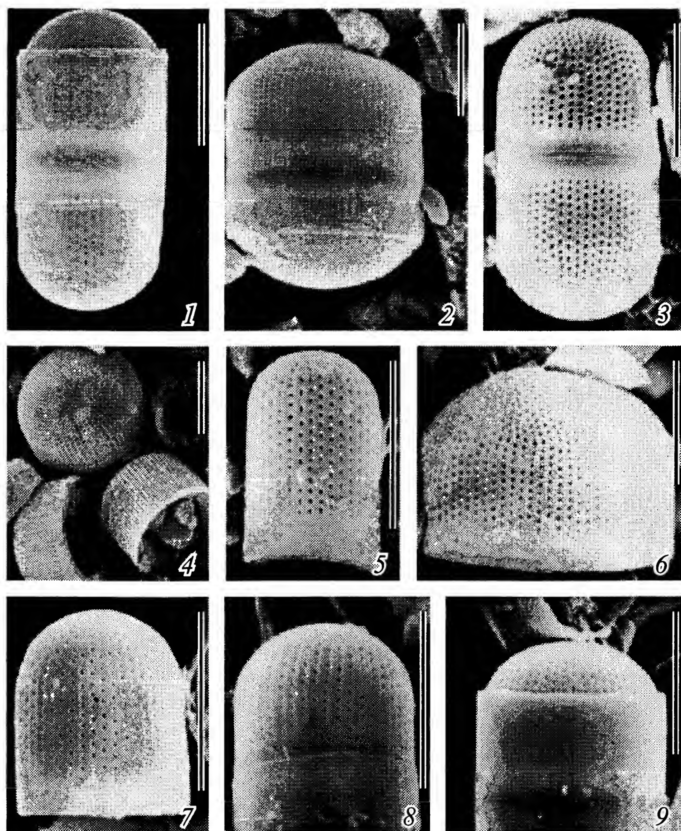


Таблица III. Панцири спор и отдельные створки спор *Aulacoseira* (*A. islandica*).

1—6 — фитопланктон оз. Ханка: *6* — спора с двумя тонкими кремнеземными выростами в центре лицевой поверхности створки; *7—9* — фитопланктон р. Амур. СЭМ. Масштабная линейка — 10 мкм.

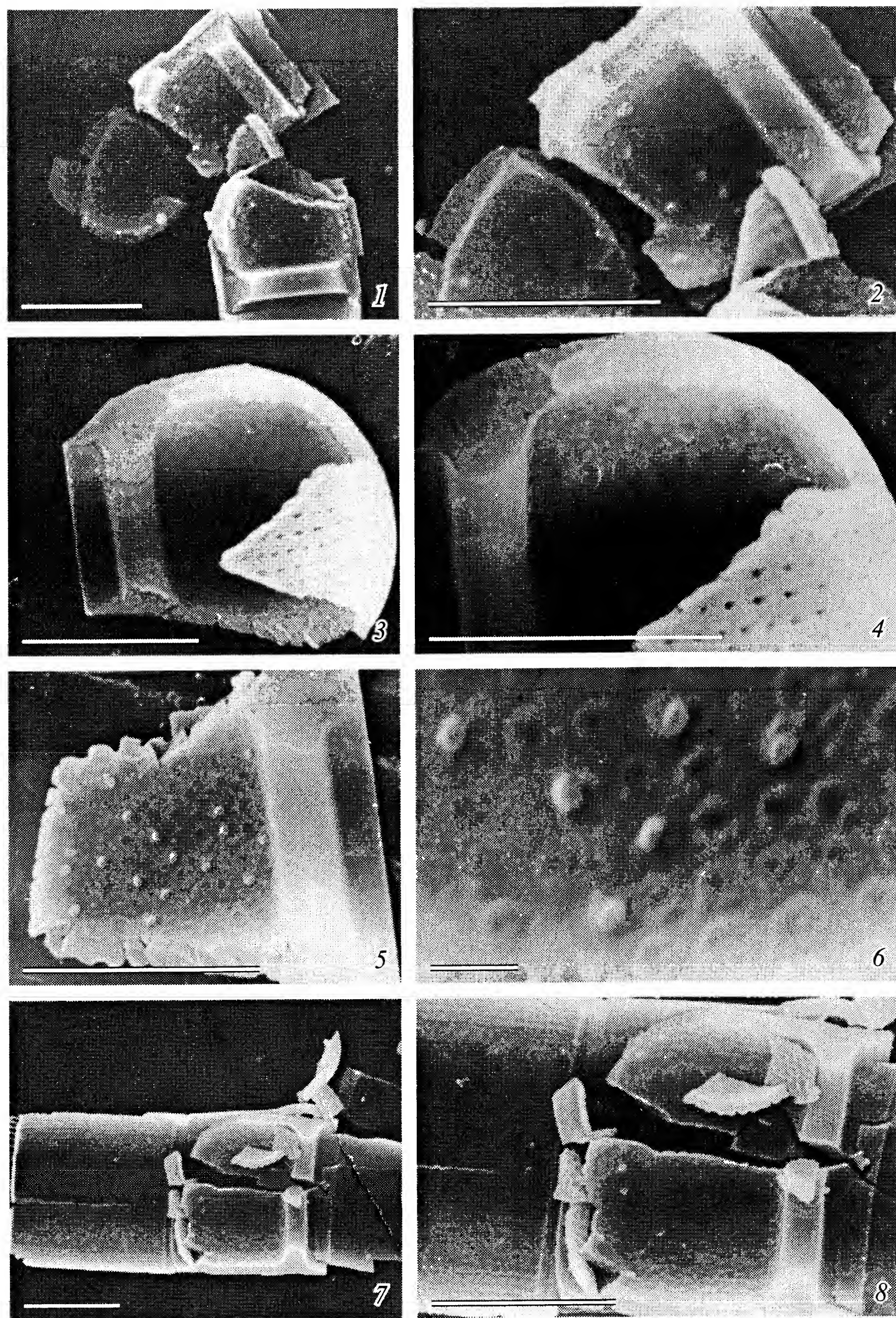


Таблица IV. Расположение двугубых выростов на внутренней поверхности створок (*стрелки*), слом створок спор.

1, *2* — фитопланктон р. Амур; *3*—*6* — фитопланктон оз. Ханка; *7*, *8* — *A. skvortzowii* из оз. Байкал. *2*, *4*, *6*, *8* — детали от *1*, *3*, *5*, *7* соответственно. СЭМ. Масштабная линейка — 10 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 1)

Page

Communications

Systematic reviews and new taxa

Floristic records

Chromosome numbers

In the Russian Botanical Society

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 1)

Стр.

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Числа хромосом

В Русском ботаническом обществе

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 1. 1—176.